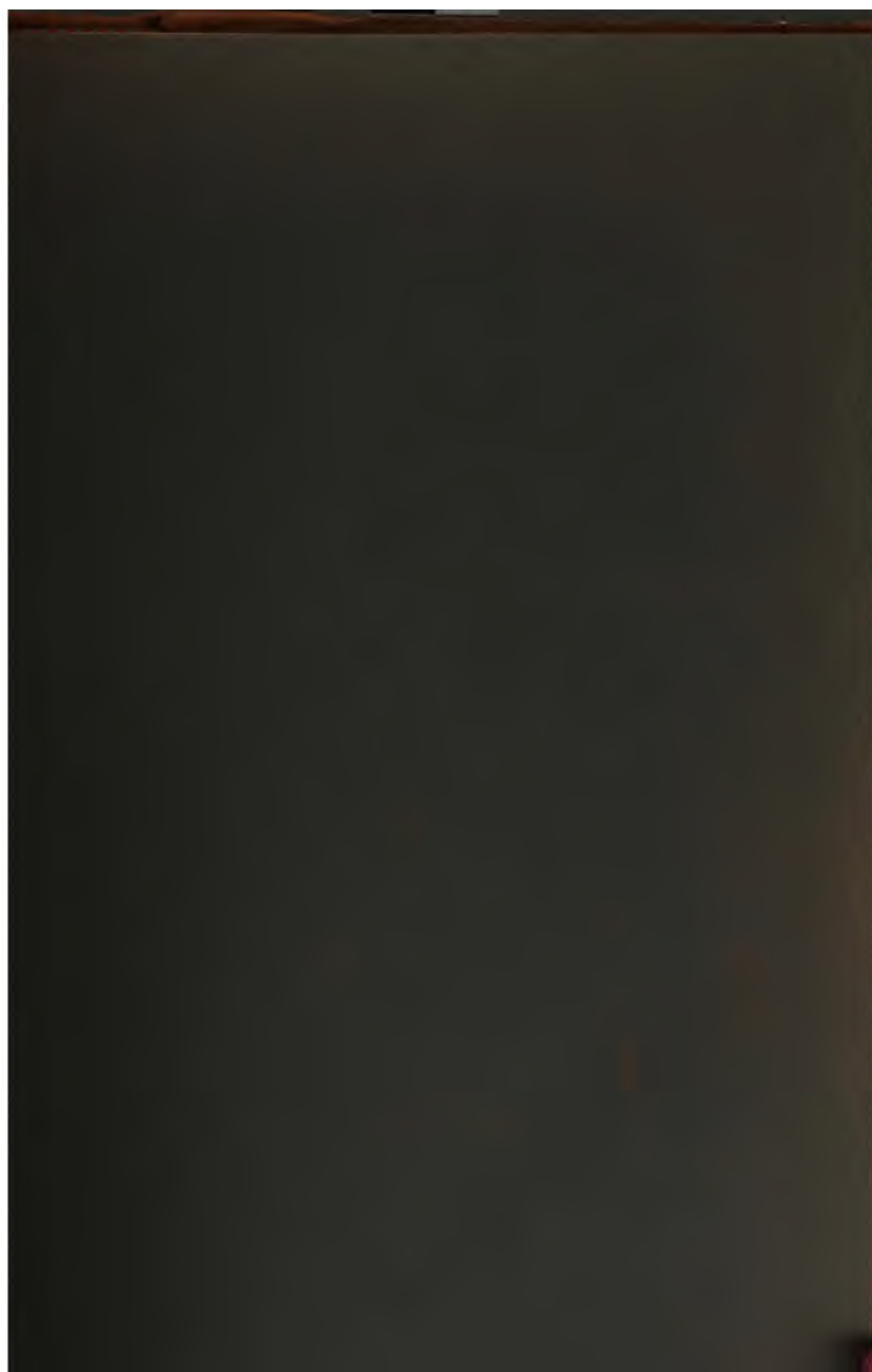




3 Vols in Deutsch
5/—

GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

ERSTER BAND

GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

VON

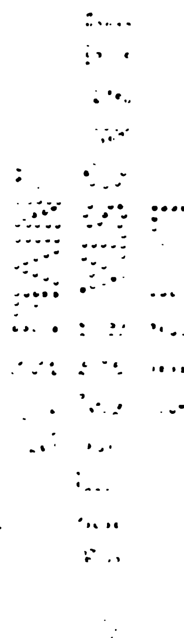
WILHELM WUNDT

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG

FÜNFTE VÖLLIG UMGEARBEITETE AUFLAGE

ERSTER BAND

MIT 156 ABBILDUNGEN IM TEXT

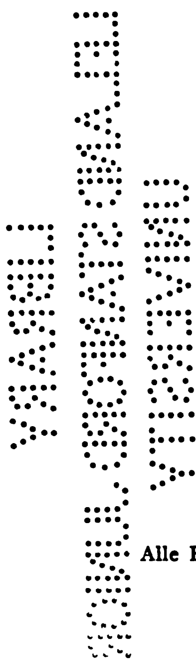


LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1902

H



Vorwort zur ersten Auflage.

Das Werk, das ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, versucht ein neues Gebiet der Wissenschaft abzugrenzen. Wohl bin ich mir bewusst, dass dieses Unternehmen vor allem dem Zweifel begegnen kann, ob jetzt schon die Zeit für dasselbe gekommen sei. Stehen doch theilweise sogar die anatomisch-physiologischen Grundlagen der hier bearbeiteten Disciplin durchaus nicht sicher, und vollends die experimentelle Behandlung psychologischer Fragen ist noch ganz und gar in ihren Anfängen begriffen. Aber die Orientirung über den Thatbestand einer im Entstehen begriffenen Wissenschaft ist ja bekanntlich das beste Mittel, die noch vorhandenen Lücken zu entdecken. Je unvollkommener in dieser Beziehung ein erster Versuch wie der gegenwärtige sein muss, um so mehr wird er zu seiner Verbesserung herausfordern. Außerdem ist gerade auf diesem Gebiete die Lösung mancher Probleme wesentlich an den Zusammenhang derselben mit andern, oft scheinbar entlegenen Thatsachen gebunden, so dass erst ein weiterer Ueberblick den richtigen Weg finden lässt.

In vielen Theilen dieses Werkes hat der Verfasser eigene Untersuchungen benutzt; in den übrigen hat er sich wenigstens ein eigenes Urtheil zu verschaffen gesucht. So stützt sich der im ersten Abschnitt gegebene Abriss der Gehirnanatomie auf eine aus vielfältiger Zergliederung menschlicher und thierischer Gehirne gewonnene Anschauung der Formverhältnisse. Für einen Theil des hierzu benutzten Materials sowie für manche Belehrung auf diesem schwierigen Gebiete bin ich dem vormaligen Director des Heidelberger anatomischen Museums, Professor

FR. ARNOLD, zu Dank verpflichtet. Die mikroskopische Erforschung des Gehirnbaus fordert freilich ihren eigenen Mann, und musste ich mich hier darauf beschränken, die Angaben der verschiedenen Autoren unter einander und mit den Resultaten der gröberen Gehirnanatomie zu vergleichen. Ich muss es den Sachverständigen überlassen zu entscheiden, ob das auf dieser Grundlage im vierten Capitel gezeichnete Bild der centralen Leitungsbahnen wenigstens in seinen Hauptzügen richtig ist. Dass im einzelnen noch mannigfache Ergänzungen und Berichtigungen desselben erforderlich sind, ist mir wohl bewusst. Doch dürfte eine gewisse Bürgschaft immerhin darin liegen, dass die functionellen Störungen, die der physiologische Versuch bei den Abtragungen und Durchschneidungen der verschiedenen Centraltheile ergibt, mit jenem anatomischen Bilde leicht in Einklang zu bringen sind, wie ich im fünften Capitel zu zeigen versuchte. Die meisten der hier dargestellten Erscheinungen hatte ich in eigenen Versuchen zu beobachten häufige Gelegenheit. Im sechsten Capitel sind die Resultate meiner »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren«, so weit sich dieselben auf die psychologisch wichtige Frage nach der Natur der in den Nervenelementen wirksamen Kräfte beziehen, zusammengefasst[1].

Der zweite und dritte Abschnitt behandeln ein Gebiet, das den Verfasser selbst vor langer Zeit zuerst zu psychologischen Studien führte. Als er im Jahre 1858 seine »Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung« auszuarbeiten begann, waren unter den deutschen Physiologen nativistische Ansichten noch in fast unbestrittener Geltung. Jene Schrift war wesentlich aus der Absicht entsprungen, die Unzulänglichkeit der bisherigen Hypothesen über die Entstehung der räumlichen Tast- und Gesichtsvorstellungen nachzuweisen und physiologische Grundlagen einer psychologischen Theorie aufzufinden. Seitdem haben die dort vertretenen Ansichten auch unter den Physiologen allgemeineren Eingang gefunden, meistens allerdings in einer Form, die vor einer strengen Kritik nicht Stand halten dürfte. Der Verfasser hofft, es möchte ihm in dem vorliegenden Werke gelungen sein, das Ungenügende des neueren physio-

[1] [Das vierte und fünfte Capitel der vorangegangenen Auflagen bilden das fünfte und sechste der gegenwärtigen Auflage. Das frühere sechste ist zum dritten Capitel geworden. Anm. zur 5. Aufl.]

logischen Empirismus ebenso wie die relative Berechtigung des Nativismus und die Nothwendigkeit, mit der beide Anschauungen auf eine tiefer gehende psychologische Theorie hinweisen, darzuthun. Die Hypothese von den specifischen Sinnesenergien, die eigentlich einen Rest des älteren Nativismus darstellt, kann, wie ich glaube, trotz der bequemen Erklärung mancher Thatsachen, die sie zulässt, nicht mehr gehalten werden. Meine Kritik wird hier voraussichtlich noch auf manchen Widerspruch stoßen. Wer aber den ganzen Zusammenhang ins Auge fasst, wird sich der Triftigkeit der Einwände kaum entziehen.

Die Untersuchungen des vierten[1] Abschnitts, namentlich die Versuche über den Eintritt und Verlauf der durch äußere Eindrücke erweckten Sinnesvorstellungen, haben den Verfasser seit vierzehn Jahren, freilich mit vielen durch andere Arbeiten und durch die Beschaffung der nothwendigen Apparate verursachten Unterbrechungen, beschäftigt. Die ersten Resultate sind schon im Jahre 1861 der Naturforscherversammlung in Speyer vorgetragen worden. Seitdem sind noch von anderer Seite mehrere beachtungswerthe Abhandlungen über den gleichen Gegenstand erschienen. An einer Verwerthung der gewonnenen Thatsachen für die Theorie des Bewusstseins und der Aufmerksamkeit hat es aber bis jetzt gefehlt. Möchte es mir gelungen sein, diesem wichtigen Zweige der physiologischen Psychologie wenigstens einen vorläufigen Abschluss gegeben zu haben.

Schließlich kann ich nicht umhin, den polemischen Ausführungen gegen HERBART hier die Bitte beizufügen, dass man nach denselben zugleich die Bedeutung bemessen möge, die ich den psychologischen Arbeiten dieses Philosophen beilege, dem ich nächst KANT in der Ausbildung eigener philosophischer Ansichten am meisten verdanke. Ebenso brauche ich mit Rücksicht auf die in einem der letzten Capitel enthaltene Bekämpfung von DARWINs Theorie der Ausdrucksbewegungen kaum erst zu betonen, wie sehr auch das gegenwärtige Werk von den allgemeinen Anschauungen durchdrungen ist, welche durch DARWIN ein unverlierbarer Besitz der Naturforschung geworden sind.

[1] [Jetzt fünften.]

Heidelberg, im März 1874.

Vorwort zur fünften Auflage.

Als dieses Buch vor nun bald achtundzwanzig Jahren zum ersten Mal in die Welt trat, war die Lage der Wissenschaft, der es eine Stätte zu bereiten suchte, eine wesentlich andere als heute. Damals stand FECHNERS »Psychophysik« als das einzige Werk da, in welchem ein erfolgreicher Versuch gemacht war, philosophische Probleme, die in letzter Instanz doch als psychologische gelten durften, mit der Leuchte exacter Methodik zu durchdringen. Im übrigen sah sich aber das Unternehmen einer »experimentellen Psychologie« zumeist noch auf Anleihen bei andern Gebieten, namentlich bei der Sinnes- und Nervenphysiologie, angewiesen. Heute ist im Gegensatze hierzu die Fülle des Stoffs, die einer solchen Darstellung von allen Seiten, aus den eigenen Arbeitsräumen des psychologischen Experimentes wie aus benachbarten oder sonst mit den psychologischen Problemen in Berührung tretenden Gebieten zuströmt, beinahe schon unabsehbar geworden. Begegnete damals derjenige, der in psychologischen Fragen überhaupt exacte Hülfsmittel anwenden wollte, noch aller Orten, bei Philosophen wie bei Naturforschern, dem Zweifel an dem Existenzrecht seiner Bemühungen, so ist das gegenwärtig kaum mehr zu befürchten. Dafür haben sich in der Psychologie selbst stark divergirende Richtungen ausgebildet, hinter denen sich zum Theil tiefgehende principielle Gegensätze über Aufgaben und Ziele unserer Wissenschaft und über die in ihr einzuschlagenden Wege verbergen.

Der Verfasser des vorliegenden Werkes hat diesen Wandel der Zeiten bei dem Streben, die neuen Bearbeitungen den geänderten Verhältnissen anzupassen, von Auflage zu Auflage als eine zunehmende Schwierigkeit

empfunden. Als sich das Bedürfniss dieser fünften Auflage geltend machte, da lag ihm daher der Entschluss nicht allzu fern, für sich mit diesem Werke abzuschließen und es in der ihn selbst keineswegs mehr befriedigenden Verfassung zu lassen, die es nun einmal angenommen hatte. Diesem in mancher Beziehung verlockenden Vorhaben stellte sich jedoch ein Hinderniss in den Weg. So manche Ausführungen der früheren Arbeit konnte ich nicht mehr als den adäquaten Ausdruck meiner heutigen Ueberzeugungen ansehen, da ich denn doch in dem Vorwärtsstreben unserer jungen Wissenschaft der letzte sein möchte, der nicht, so weit er kann, aus neuen Erfahrungen zu lernen und an ihnen seine Anschauungen weiterzubilden versuchte. So entschloss ich mich denn, das Werk wenigstens in einen Zustand zu bringen, der diese Differenzen so viel als möglich ausgleiche. Bald zeigte es sich aber, dass dieser Plan nicht ausführbar sei, wenn nicht wiederum ein Ergebniss zu stande kommen sollte, das wahrscheinlich Autor wie Leser wenig befriedigt hätte. So ist denn fast unversehens dies Buch beinahe ein neues geworden. Mein Hauptziel bei dieser gründlichen Umarbeitung war aber nicht sowohl dies, eine vollständige Uebersicht über die gesammte weitverzweigte Litteratur des Gebietes zu geben — dazu ist in den zahlreichen Zeitschriften, über die gegenwärtig die experimentelle Psychologie verfügt, für jedermann leicht Gelegenheit geboten — als vielmehr die Erfahrungen und Anschauungen, die ich unter der hülfreichen Mitarbeit so mancher im Lauf der Jahre im Leipziger psychologischen Laboratorium thätiger jüngerer Kräfte gewonnen hatte, vollständiger und, wo es nützlich schien, mit eingehenderer Begründung als in den früheren Auflagen vorzuführen. Nicht der Compilation, sondern der Darstellung eigener Erfahrungen und Ueberzeugungen, natürlich überall unter dankbarer Benutzung dessen was sich fremden Arbeiten entnehmen ließ, will daher in erster Linie das Werk in seiner gegenwärtigen Gestalt dienen.

Obgleich der Text wo es anging, namentlich durch Hinweglassung mancher Auseinandersetzungen mit philosophischen oder älteren psychologischen Meinungen und Theorien, die heute als abgethan gelten dürfen, so viel als möglich gekürzt wurde, so hat doch der veränderte Plan des Werkes auch eine Erweiterung des äußeren Umfangs herbeigeführt. Die zwei Bände der früheren Auflagen sind nun zu drei Bänden geworden.

Davon wird der zweite den Schluss der Lehre von den psychischen Elementen und die Theorie der Vorstellungen enthalten, während dem dritten die Abschnitte über die Gemüthsbewegungen und Willenshandlungen, über den Zusammenhang der psychischen Vorgänge und das philosophische Schlusscapitel überlassen bleiben. Die Ausarbeitung eines dem letzten Bande beizugebenden Sach- und Namenregisters hat Herr Privatdocent Dr. W. WIRTH übernommen, der mich auch in dankenswerther Weise bei der Revision des Satzes unterstützt hat.

Leipzig, im Februar 1902.

W. Wundt.

Inhalt des ersten Bandes.

Zweiter Abschnitt.

Von den Elementen des Seelenlebens.

Druckfehler.

Seite 163, 175, 187, 211, 217, 224 sind in den Ueberschriften die Nummern 4, 5, 6, 7, 8, 9 statt: 3, 4, 5, 6, 7, 8 zu setzen.

Einleitung.

1. Aufgabe der physiologischen Psychologie.

Das vorliegende Werk gibt durch seinen Titel zu erkennen, dass es den Versuch macht, zwei Wissenschaften in Verbindung zu bringen, die, obgleich ihre Gegenstände innig zusammenhängen, doch zumeist völlig abweichende Wege gewandelt sind. Physiologie und Psychologie theilen sich in die Betrachtung der allgemeinen und insonderheit der menschlichen Lebenserscheinungen. Die Physiologie erforscht unter diesen Erscheinungen diejenigen, die uns in der Sinneswahrnehmung als körperliche Lebensvorgänge gegeben sind und als solche einen Bestandtheil der gesammten uns umgebenden Außenwelt ausmachen. Die Psychologie dagegen sucht über den Zusammenhang jener Vorgänge Rechenschaft zu geben, die unser eigenes Bewusstsein uns darbietet, oder die wir aus denjenigen körperlichen Lebenserscheinungen anderer Wesen erschließen, die auf ein dem unsern ähnliches Bewusstsein zurückweisen.

Nun ist diese Scheidung physischer und psychischer Lebensvorgänge zwar für die Lösung der wissenschaftlichen Aufgaben nützlich und sogar nothwendig; an sich aber ist das Leben eines organischen Wesens ein einheitlicher Zusammenhang von Processen. Die körperlichen Lebensvorgänge und die Bewusstseinsvorgänge sind darum ebenso wenig von einander zu trennen, wie die äußere, durch unsere Sinneswahrnehmungen vermittelte Erfahrung dem was wir unsere »innere Erfahrung« nennen, unseren Bewusstseinserlebnissen als ein völlig gesonderter Thatbestand gegenübergestellt werden kann. Vielmehr, wie dasselbe Object, z. B. ein von mir wahrgenommener Baum, einerseits als äußerer Gegenstand der naturwissenschaftlichen, und anderseits als ein Bewusstseinsinhalt der psychologischen Untersuchung zufällt, so stehen auch viele der physischen Lebenserscheinungen mit Bewusstseinsvorgängen, und stehen umgekehrt diese mit jenen in fortwährender Verbindung. So beziehen wir bekanntlich viele

unserer körperlichen Bewegungen unmittelbar auf Willensprocesse, die wir als solche nur in unserem Bewusstsein beobachten können; und umgekehrt beziehen wir die in diesem entstehenden Vorstellungen der Außendinge theils direct auf Affectionen der Sinnesorgane, theils, bei den Erinnerungsvorstellungen, auf physiologische Erregungen der Sinnescentren, die als Nachwirkungen früherer Sinneseindrücke gedeutet werden.

Hieraus ergibt sich klar, dass Physiologie und Psychologie, trotz der im allgemeinen unzweideutigen Sonderung ihrer wissenschaftlichen Aufgaben, vielfach auf einander angewiesen sind, da die Psychologie ebenso den Beziehungen nachzugehen hat, die zwischen den Bewusstseinsvorgängen und bestimmten physischen Lebenserscheinungen bestehen, wie die Physiologie die Bewusstseinsinhalte berücksichtigen muss, in denen sich uns bestimmte physische Lebensäußerungen verrathen. In der That findet im letzteren Fall diese Wechselbeziehung der Gebiete deutlich darin ihren Ausdruck, dass die Physiologie das meiste, was sie über die Vorgänge in den Sinnesorganen und im Gehirn ermitteln oder erschließen konnte, auf bestimmte psychische Symptome gegründet hat. Ist in dieser Beziehung die Psychologie längst thatsächlich oder stillschweigend als eine unentbehrliche Hülfswissenschaft der Physiologie anerkannt, so glaubte nun allerdings im Gegensatze hierzu jene meist der Rücksichtnahme auf diese im wesentlichen entrathen und mit der unmittelbaren Auffassung der Bewusstseinsvorgänge selbst auskommen zu können. Indem sich die folgende Darstellung den Namen einer »physiologischen Psychologie« beilegt, will sie damit andeuten, dass sie in dieser Beziehung von allen solchen die Psychologie entweder auf die bloße Selbstbeobachtung oder auf philosophische Voraussetzungen stützenden Behandlungsweisen abweicht. Sie will, wo es immer erforderlich scheint, die Physiologie ebenso als eine Hülfsdisciplin der Psychologie verwerthen, wie jene ihrerseits niemals der Berücksichtigung von Thatsachen, die an sich der Psychologie zugehören, entrathen konnte, wenn auch vielfach diese Benutzung darunter leiden musste, dass sie bei der überlieferten empirischen oder metaphysischen Psychologie nur eine mangelhafte Hülfe fand.

Die physiologische Psychologie ist demnach in erster Linie Psychologie, und sie stellt sich, so gut wie jede andere Darstellungsweise dieser Wissenschaft, vor allem die Aufgabe, die Bewusstseinsvorgänge in ihrem eigenen Zusammenhang zu untersuchen. Sie ist weder ein Theilgebiet der Physiologie, noch will sie, wie man missverständlich behauptet hat, die psychischen aus den physischen Lebenserscheinungen ableiten oder erklären. In dem Namen liegt diese Tendenz ebenso wenig, wie etwa in dem Titel einer »mikroskopischen Anatomie« die Absicht ausgedrückt zu werden pflegt, die Anatomie zu einer Erläuterung der

Leistungen des Mikroskops zu verwerthen. Demnach soll in dem vorliegenden Werke jener Begriff lediglich in dem Sinne angewandt werden, dass dasselbe von den Hülfsmitteln, welche gegenwärtig die Physiologie der Analyse der Bewusstseinsvorgänge zur Verfügung stellt, in doppelter Weise Gebrauch macht.

Erstens ist die Physiologie nach der Natur ihrer Aufgaben früher, als die bis in die neueste Zeit in der Dienstbarkeit der Philosophie verbliebene psychologische Forschung, zur Anwendung exacter experimenteller Methoden fortgeschritten. Da nun aber die experimentellen Beeinflussungen der Lebensvorgänge, deren sich die Physiologie bedient, vielfach unmittelbar oder mittelbar auch die Bewusstseinsvorgänge verändern, die ja zu diesen Lebensvorgängen gehören, so ist hier der Natur der Sache nach die Physiologie ebenso dazu berufen, der Psychologie als methodische Hülfsdisciplin zu dienen, wie ihr selbst die Physik als solche gedient hat. Insofern sich die physiologische Psychologie in der Ausbildung experimenteller Methoden an die Physiologie anlehnt, ist sie experimentelle Psychologie, ein Ausdruck, in welchem zugleich angedeutet ist, dass diese Verwerthung physiologischer Experimentalmethoden keineswegs überall in einer unveränderten Uebertragung besteht, sondern ebenso sehr eine selbständige, durch den specifisch psychologischen Zweck geforderte Umwandlung und zum Theil sogar Neubildung experimenteller Verfahrungsweisen in sich schließt, wie eine solche in der Physiologie bei der Benutzung physikalischer Methoden eingetreten ist.

Zweitens setzt sich für uns, wie schon oben bemerkt, der weitere Begriff des Lebens aus physischen Lebensvorgängen und aus Bewusstseinsvorgängen zusammen. In Folge dessen erhebt sich überall da, wo gewisse Lebenserscheinungen eine physische und eine psychische Seite darbieten, naturgemäß die Frage nach den Beziehungen, in denen beide zu einander stehen. Daraus entspringt aber eine Reihe von Aufgaben, die zwar von der Physiologie wie von der Psychologie gelegentlich gestreift werden, jedoch in keiner dieser Wissenschaften, eben wegen der Arbeitstheilung, an der sie principiell festhalten, zu einer gründlichen Erledigung gelangen können. Auch die experimentelle Psychologie verhält sich in dieser Beziehung nicht anders, da sie sich nur durch ihre Methoden, nicht nach ihren sonstigen Aufgaben von andern psychologischen Bearbeitungen scheidet. Insofern dagegen die physiologische Psychologie auf eine solche Untersuchung der Beziehungen zwischen den physischen und den psychischen Lebensvorgängen ausgeht, lässt sich auf diese ihre zweite Aufgabe der von FECHNER geprägte Ausdruck einer Psychophysik anwenden[1]. Sobald nun zugleich bei diesem Ausdruck von allen metaphy-

[1] FECHNER, Elemente der Psychophysik. 1860. I, S. 8. Wenn FECHNER an dieser

sischen Voraussetzungen über das Verhältniss von Leib und Seele abgesehen und darunter lediglich eine Untersuchung der empirisch nachweisbaren Beziehungen zwischen der psychischen und der physischen Seite der Lebensvorgänge verstanden wird, so ist damit von selbst gegeben, dass eine solche Psychophysik nicht, wie zuweilen angenommen wird, ein Zwischengebiet zwischen Physiologie und Psychologie, sondern ein Hülfsgebiet beider, insbesondere aber der Psychologie ist, weil die Beziehungen, die zwischen bestimmten Verhältnissen der physischen Organisation und den Bewusstseinsvorgängen bestehen, in erster Linie für die Psychologie von Interesse sind. Demnach ist diese psychophysische Aufgabe ihrem letzten Zweck nach wieder eine psychologische; sie ist dagegen in ihrer Ausführung eine überwiegend physiologische, indem sie darauf ausgeht, die von der Anatomie und Physiologie geführte Untersuchung der körperlichen Substrate der Bewusstseinsvorgänge mit Rücksicht auf ihre Beziehung zu dem psychischen Leben einer näheren Prüfung zu unterwerfen.

Unter den beiden Aufgaben, die auf solche Weise in dem Namen der physiologischen Psychologie angedeutet sind, der methodologischen, die auf die Benutzung des Experimentes, und der ergänzenden, die auf die körperlichen Grundlagen des Seelenlebens hinweist, ist für die Psychologie selbst die erste die wesentlichere, während die zweite hauptsächlich für die philosophische Frage nach dem allgemeinen Zusammenhang der Lebensvorgänge einen Werth hat. Als experimentelle Wissenschaft erstrebt aber die physiologische Psychologie eine Reform der psychologischen Forschung, die der Umwälzung, welche die Einführung des Experimentes in dem naturwissenschaftlichen Denken verursachte, an Bedeutung nicht nachsteht, ja in einer Beziehung ihr vielleicht überlegen ist: insofern nämlich, als auf naturwissenschaftlichem Gebiet unter günstigen Bedingungen auch ohne Experiment eine exacte Beobachtung möglich, auf psychologischem aber eine solche ausgeschlossen ist. Denn die sogenannte »reine Selbstbeobachtung« kann nur unter wesentlichen Einschränkungen als Beobachtung bezeichnet werden, und auf Exactheit kann sie überhaupt keinen Anspruch erheben. Indem dagegen das Wesen des Experimentes in der willkürlichen und, sobald es sich um

Stelle die Psychophysik als eine »exacte Lehre von den functionellen oder Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Körper und Seele, allgemeiner zwischen körperlicher und geistiger, physischer und psychischer Welt« definirt und demnach auch in seinem Werke hauptsächlich darauf ausgeht, die Gesetze festzustellen, die die Wechselwirkung zwischen dem Körperlichen und dem Seelischen beherrschen, so liegt dem allerdings eigentlich die metaphysische Voraussetzung einer substantiellen Verschiedenheit beider zu Grunde, ohne die ein solches Zwischengebiet mit ihm eigenthümlichen Gesetzen nicht wohl denkbar ist. Principiell leugnete aber FECHNER selbst diese substantielle Verschiedenheit, und er hätte daher streng genommen gegen eine rein empirische Fassung der psychophysischen Aufgabe, wie sie oben gegeben wurde, kaum etwas einwenden können. Vgl. hierzu das Schlusscapitel.

die Gewinnung exacter Beziehungen handelt, in der quantitativ bestimmbaren Veränderung der Bedingungen des Geschehens besteht, wird schon bei den naturwissenschaftlichen Aufgaben die experimentelle Methode überall zu einem unentbehrlichen Hülfsmittel, wo es sich um die Analyse rasch verlaufender, vergänglicher Erscheinungen, nicht um die Beobachtung relativ constant bleibender Objecte handelt. Nun sind aber gerade die Bewusstseinsinhalte niemals solche constante Objecte, sondern Vorgänge, flüchtige Ereignisse, die fortwährend in ihrem Wechsel einander ablösen. Darum liegt der entscheidende Werth der experimentellen Methode in diesem Fall darin, dass sie eine Selbstbeobachtung im wissenschaftlichen Sinne des Wortes überhaupt erst möglich macht. Denn jede exacte Beobachtung setzt voraus, dass der Gegenstand der Beobachtung, hier also der psychische Vorgang, durch die Aufmerksamkeit fixirt und in seinen etwaigen Veränderungen verfolgt werden könne. Eine solche Fixirung verlangt aber ihrerseits wieder die Unabhängigkeit des beobachteten Gegenstandes von dem Beobachter. Dass die letztere bei dem Versuch einer unmittelbaren, ohne experimentelle Hülfsmittel vorgenommenen Selbstbeobachtung nicht besteht, ist einleuchtend. Das Streben sich selbst zu beobachten bringt unvermeidlich Veränderungen im psychischen Geschehen hervor, die ohne dieses Streben nicht eintreten würden, und in deren Folge in der Regel gerade das, was man beobachten will, aus dem Bewusstsein verschwindet. Indem nun das psychologische Experiment äußere Bedingungen herstellt, die dahin abzielen, in einem gegebenen Augenblick einen bestimmten seelischen Vorgang herbeizuführen, und indem es zudem die Umstände so zu beherrschen gestattet, dass auch der sonstige Zustand des Bewusstseins annähernd der nämliche ist, liegt die Hauptbedeutung der experimentellen Methode hier nicht bloß darin, dass sie, ähnlich wie auf physischem Gebiete, die Bedingungen der Beobachtung willkürlich variirbar macht, sondern wesentlich zugleich darin, dass durch sie eine Beobachtung überhaupt erst zu stande kommt, deren Ergebnisse dann auch für solche seelische Erscheinungen, die ihrer Natur nach eine directe experimentelle Beeinflussung nicht gestatten, fruchtbar gemacht werden können.

Glücklicherweise fügt es sich übrigens, dass da, wo die experimentelle Methode versagt, andere Hülfsmittel von objectivem Werthe der Psychologie ihre Dienste zur Verfügung stellen. Diese Hülfsmittel bestehen in jenen Erzeugnissen des geistigen Gesammtlebens, die auf bestimmte psychische Motive zurückschließen lassen. Zu ihnen gehören vornehmlich Sprache, Mythus und Sitte. Indem sie nicht nur von geschichtlichen Bedingungen, sondern auch von allgemeinen psychologischen Gesetzen abhängen, bilden die auf die letzteren zurückführenden Erscheinungen

den Gegenstand einer besonderen psychologischen Disciplin, der Völkerpsychologie, deren Ergebnisse nun für die allgemeine Psychologie der zusammengesetzten seelischen Vorgänge das hauptsächlichste Hülfsmittel abgeben. Auf diese Weise bilden experimentelle Psychologie und Völkerpsychologie die beiden Hauptzweige der wissenschaftlichen Psychologie. An sie schließen sich als ergänzende Gebiete die Thierpsychologie und die Psychologie des Kindes, die zusammen mit der Völkerpsychologie die Aufgaben einer psychologischen Entwicklungsgeschichte zu lösen suchen. Die beiden letztgenannten Gebiete sind natürlich der Anwendung experimenteller Methoden ebenfalls in einem gewissen Grade zugänglich. Doch entbehrt hier das Experiment, da seine Wirkungen nur der objectiven Beobachtung angehören, der besonderen Bedeutung, die ihm als einem Hülfsmittel der Selbstbeobachtung zukommt. Die experimentelle Psychologie im engeren Sinne des Wortes und die Psychologie des Kindes lassen sich schließlich als Individualpsychologie zusammenfassen, während die Völker- und die Thierpsychologie die beiden Theile einer generellen oder vergleichenden Psychologie bilden. Doch haben diese Unterscheidungen hier eine wesentlich andere Bedeutung als die der analogen physiologischen Gebiete, da die Thierpsychologie und die Psychologie des Kindes von relativ geringerem Werthe sind, im Vergleich mit den physiologischen Disciplinen der menschlichen und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Die völkerpsychologische Untersuchung dagegen ist überall da als eine Ergänzung der Individualpsychologie gefordert, wo die Entwicklungsformen der zusammengesetzten geistigen Vorgänge in Frage kommen.

Kant hat dereinst die Psychologie für unfähig erklärt, sich jemals zum Range einer exacten Naturwissenschaft zu erheben[1]. Die Gründe, die er dabei anführt, sind seither öfter wiederholt worden[2]. Erstens, meint Kant, könne die Psychologie nicht exacte Wissenschaft werden, weil Mathematik auf die Phänomene des inneren Sinnes nicht anwendbar sei, indem die reine innere Anschauung, in welcher die Seelenerscheinungen construirt werden sollen, die Zeit, nur Eine Dimension habe. Zweitens aber könne sie nicht einmal Experimentalwissenschaft werden, weil sich in ihr das Mannigfaltige der inneren Beobachtung nicht nach Willkür verändern, noch weniger ein anderes denkendes Subject sich unsern Versuchen, der Absicht angemessen, unterwerfen lasse, auch die Beobachtung an sich schon den Zustand des beobachteten Gegenstandes alterire. Der erste dieser Einwände ist irrthümlich, der zweite wenigstens einseitig. Es ist nämlich nicht richtig, dass das innere Geschehen nur Eine Dimension, die Zeit, hat. Wäre dies der Fall, so würde allerdings von

[1] Kant, Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft, Sämmtliche Werke, Ausg. von Rosenkranz, V, S. 310.

[2] Vergl. besonders E. Zeller, Abh. der Berliner Akad. 1881, Phil.-hist. Cl. Abh. III, Sitzungsber. derselben 1882 S. 295 ff., und hiezu meine Bemerkungen, Philosoph. Studien, I, S. 250, 463 ff.

einer mathematischen Darstellung desselben nicht die Rede sein können, weil eine solche immer mindestens zwei Veränderliche, die dem Größenbegriff subsumirbar sind, verlangt. Nun sind aber unsere Empfindungen und Gefühle intensive Größen, welche sich in der Zeit aneinander reihen. Das psychische Geschehen hat also jedenfalls zwei Dimensionen, womit die allgemeine Möglichkeit dasselbe in mathematischer Form darzustellen gegeben ist. Ohne dies wäre auch das Unternehmen HERBART's, Mathematik auf Psychologie anzuwenden, von vorn herein kaum denkbar, ein Unternehmen, welchem daher das Verdienst nicht bestritten werden kann, dass es die Möglichkeit einer Anwendung mathematischer Betrachtungen in diesem Gebiete deutlich ins Licht gesetzt hat[1]. Wenn HERBART gleichwohl das Ziel, das er sich gesteckt, verfehlte, so lag der Grund in der That nur in dem übermäßigen Vertrauen, mit dem er sich auf die reine Selbstbeobachtung und auf seine die Lücken derselben ausfüllenden Hypothesen verließ. Hier gebührt FECHNER das Verdienst, zuerst den Weg beschritten zu haben, auf dem innerhalb gewisser Grenzen die wirkliche Ausführung einer »mathematischen Psychologie« möglich ist: dieser Weg besteht eben in der experimentellen Beeinflussung des Bewusstseins durch Sinnesreize, wodurch unter geeigneten Bedingungen die Feststellung bestimmter psychischer Maßbeziehungen möglich wird[2]. Die experimentelle Psychologie sieht heute durchaus nicht mehr in dieser Auffindung psychischer Maße ihre ausschließliche oder auch nur ihre hauptsächlichste Aufgabe, sondern sie sucht überhaupt durch die willkürliche Beeinflussung der Bewusstseinsvorgänge eine causale Analyse derselben zu ermöglichen. Auch leiden FECHNER's Feststellungen einigermaßen unter seiner Auffassung der Psychophysik als einer specifischen Wissenschaft von den »Wechselwirkungen zwischen Leib und Seele«. Gleichwohl wird ihm der Ruhm ungeschmälert bleiben, der Erste gewesen zu sein, der den von HERBART erfassten Gedanken einer »exacten Psychologie« zu verwirklichen begonnen hat.

Was KANT für seinen zweiten Einwand, dass sich nämlich die innere Erfahrung einer experimentellen Erforschung entziehe, beibringt, ist dem rein innerlichen Verlauf der Vorgänge entnommen, für den sich die Triftigkeit desselben allerdings nicht bestreiten lässt. Unsere psychischen Erlebnisse sind zunächst unbestimmte Größen, die einer exacten Betrachtung erst zugänglich werden, wenn sie auf bestimmte Maßeinheiten zurückgeführt sind, die sich zu anderen gegebenen Größen in feste causale Beziehungen bringen lassen. Ein Hülfsmittel, solche Maßeinheiten und Beziehungen zu finden, besteht aber gerade in der experimentellen Beeinflussung des Bewusstseins durch äußere Einwirkungen. Sie gewährt den Vortheil, die psychischen Vorgänge willkürlich bestimmten Bedingungen zu unterwerfen, die sich entweder constant erhalten oder in genau zu beherrschender Weise variiren lassen. Wenn man daher gegen die experimentelle Psychologie eingewandt hat, sie wolle die Selbstbeobachtung verdrängen, ohne welche doch keine Psychologie möglich sei,

[1] HERBART, Psychologie als Wissenschaft neu gegründet auf Erfahrung, Metaphysik und Mathematik. Ges. Werke, herausgeg. von HARTENSTEIN, Bd. V u. VI.

[2] FECHNER, Elemente der Psychophysik, II, S. 9 ff. Bezeichnend für die Entstehung der Idee eines »psychischen Maßes« bei FECHNER, und zugleich für die Anregung, die er von HERBART empfangen hat, ist die »Kurze Darlegung eines neuen Princips mathematischer Psychologie« in seinem Zendavesta, 1851. Bd. 2, S. 373 ff. Näheres über den Begriff des psychischen Maßes vgl. auch in Cap. VIII.

so beruht dieser Vorwurf auf einem Irrthum. Die experimentelle Methode will nur jene vermeintliche Selbstbeobachtung beseitigen, die unmittelbar und ohne weitere Hülfsmittel zu einer exacten Feststellung psychischer Thatsachen glaubt gelangen zu können und dabei unvermeidlich den größten Selbsttäuschungen unterworfen ist. Im Unterschiede von einer solchen bloß auf ungenaue innere Wahrnehmungen sich stützenden subjectiven Methode will vielmehr das experimentelle Verfahren eine wirkliche Selbstbeobachtung ermöglichen, indem es das Bewusstsein unter genau controlirbare objective Bedingungen bringt. Uebrigens muss auch hier schließlich der Erfolg über den Werth der Methode entscheiden. Dass die subjective Methode keinen Erfolg aufzuweisen hat, ist gewiss, denn es gibt kaum eine thatsächliche Frage, über die nicht die Meinungen ihrer Vertreter weit auseinandergehen. Ob und inwieweit sich die experimentelle Methode besserer Resultate erfreut, wird der Leser am Schlusse dieses Werkes beurtheilen können, wobei zugleich billiger Weise in Betracht gezogen werden muss, dass ihre Anwendung in der Psychologie erst wenige Jahrzehnte alt ist[1].

In der obigen Aufzählung der psychologischen Disciplinen wurde mit Vorbedacht der sogenannten rationalen Psychologie keine Stelle angewiesen. Mit diesem Namen, den CHRISTIAN WOLFF in die Wissenschaft einführte, sollte eine unabhängig von der Erfahrung, rein aus metaphysischen Begriffen zu gewinnende Erkenntniss des seelischen Lebens bezeichnet werden. Der Erfolg hat gezeigt, dass eine solche metaphysische Behandlung nur durch fortwährende Erschleichungen aus der Erfahrung ihr Dasein zu fristen vermag. WOLFF selbst sah sich schon veranlasst, seiner rationalen eine empirische Psychologie an die Seite zu stellen, wobei freilich die erste ungefähr ebenso viel Erfahrung enthält wie die zweite, und diese ebenso viel Metaphysik wie die erste. Die ganze Unterscheidung beruht auf einer völligen Verkennung der wissenschaftlichen Stellung der Psychologie nicht nur, sondern auch der Philosophie. In Wahrheit ist die Psychologie ebenso gut eine Erfahrungswissenschaft wie die Physik oder Chemie; die Aufgabe der Philosophie aber kann es niemals sein, an die Stelle der Einzelwissenschaften zu treten, sondern sie hat überall erst die gesicherten Ergebnisse der letzteren zu ihrer Grundlage zu nehmen. So verhalten sich denn auch die Bearbeitungen der rationalen Psychologie zu dem wirklichen Fortschritt unserer Wissenschaft ungefähr ebenso wie die Naturphilosophie eines SCHELLING oder HEGEL zur Entwicklung der neueren Naturwissenschaft[2].

Diejenigen Bearbeitungen der Psychologie, die heute noch unter dem Titel einer empirischen umgehen, dabei aber sich grundsätzlich auf die angebliche reine Selbstbeobachtung beschränken, pflegen in der Regel eigenthümliche Mischproducte aus rationaler und empirischer Psychologie zu sein, sei es nun dass sich der rationale Theil auf einige metaphysische Erörterungen über das

[1] Ueber die methodische Frage überhaupt vgl. meine Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmungen. 1862. Einleitung: Ueber die Methoden in der Psychologie. Ferner: Logik², II, 2, S. 151 ff. Ueber die Aufgaben der experimentellen Psychologie: Essays, S. 127 ff., Selbstbeobachtung und innere Wahrnehmung, Philos. Stud. IV, S. 292 ff., Völkerpsychologie, I, 1, Einleitung. 1900.

[2] Vgl. den Aufsatz: Philosophie und Wissenschaft, Essays, S. 1 ff., und: Ueber die Eintheilung der Wissenschaften, Philos. Stud. V, S. 1 ff.

Wesen der Seele beschränkt, sei es dass gewisse Hypothesen metaphysischen Ursprungs für Ergebnisse der Selbstbeobachtung ausgegeben werden, wie in den meisten derartigen Darstellungen aus der HERBART'schen Schule. Mit Recht ist bemerkt worden, dass man auf die Nachweisung auch nur einer unzweifelhaften Thatsache von Seiten dieser ganzen auf angebliche Selbstbeobachtung gegründeten Psychologie vergeblich einen Preis setzen würde[1]. Trotzdem ist die Zuversicht unglaublich, mit der noch immer die Compendien der HERBART'schen Schule das Gedächtniss der Schüler, für die sie bestimmt sind, mit einer Masse völlig imaginärer Processe belasten. Dem gegenüber liegt nun der Schwerpunkt des psychologischen Experimentes darin, dass es eine zuverlässige Selbstbeobachtung überhaupt erst möglich macht, und dass es daher das psychologische Auffassungsvermögen auch für solche Vorgänge schärft, die direct keiner äußeren Beeinflussung zugänglich sind. In dem Maße als sich die heutige Forschung dieser allgemeineren Bedeutung des Experimentes bewusst geworden ist, hat sich daher der Begriff der experimentellen Psychologie über seine ursprünglichen Grenzen hinaus erweitert, indem wir nunmehr unter ihr nicht mehr bloß die direct dem Experiment zugänglichen Theile, sondern die gesammte individuelle Psychologie verstehen, insofern sie von der experimentellen Methode, da wo sie anwendbar ist direct, überall sonst aber indirect, durch die Anwendung der dort gewonnenen allgemeinen Ergebnisse und durch die Schärfung der psychologischen Beobachtung Gebrauch macht.

Allerdings hat es auch innerhalb der experimentellen Psychologie an Rückfällen in eine metaphysische Behandlung der Probleme nicht gefehlt. Sie gibt sich in diesem Fall namentlich daran zu erkennen, dass man den Begriff der »physiologischen Psychologie« von vornherein in einem Sinne definirt, in welchem er bereits eine bestimmte metaphysische Voraussetzung in sich schließt, indem man nämlich derselben die Aufgabe stellt, die Bewusstseinserscheinungen durch die Zurückführung auf ihre physiologischen Bedingungen zu interpretiren. In der Regel wird dann übrigens diese Aufgabe auf die Psychologie überhaupt ausgedehnt, indem man behauptet, die Bewusstseinsvorgänge seien zwar in den Elementen, aus denen sie sich zusammensetzen, den Empfindungen, von specifischer Beschaffenheit, Regelmäßigkeiten der Verbindung zwischen diesen Elementen seien aber auf psychologischem Wege nicht aufzufinden; eine wissenschaftliche Beschreibung oder Erklärung der zusammengesetzten psychischen Erlebnisse sei daher nur durch die Nachweisung der physiologischen Verbindungen möglich, welche zwischen den jenen psychischen Elementen entsprechenden physiologischen Processen bestehen[2]. Nach dieser Auffassung soll es keine psychische, sondern nur eine physische Causalität geben; auch jede Causalerklärung des psychischen Geschehens müsse daher eine physiologische sein. Hiernach pflegt man diesen Standpunkt als den des »psychophysischen Materialismus« zu bezeichnen. An sich ist derselbe nicht neu. Vielmehr hat schon während des ganzen 18. Jahrhunderts dieser psychophysische mit dem mechanischen Materialismus, der die psychischen Elemente

---

[1] F. A. LANGE, Geschichte des Materialismus[2]. II, S. 383.

[2] HUGO MÜNSTERBERG, Ueber Aufgaben und Methoden der Psychologie. Schriften der Gesellschaft für psychol. Forschung, I, S. 111 ff. Im wesentlichen denselben Standpunkt, mit geringen Veränderungen im Ausdruck, vertreten des gleichen Verf.'s Grundzüge der Psychologie, I. 1900. S. 382 ff.

selbst für verworren aufgefasste Molecularbewegungen erklärte, um die Herrschaft gekämpft. Neu ist aber immerhin die Absicht, dieser metaphysischen Theorie auf dem Wege der physiologischen Psychologie zur Anerkennung zu verhelfen und sie auf diese Weise scheinbar ihres metaphysischen Charakters zu entkleiden, so dass der psychologische Materialismus sogar mit einem nach KANT oder nach FICHTE orientirten philosophischen Idealismus vereinbar sein soll. Da die Psychologie ein Anhangsgebiet zur Physiologie sei, also zu den Naturwissenschaften gehöre, so soll sie in der That nach dieser Auffassung mit den Geisteswissenschaften so wenig wie mit der Philosophie fernerhin noch irgend etwas zu thun haben. Dass das geistige Leben selbst das Problem der Psychologie ist, gilt hier als ein Vorurtheil verflossener Zeiten[1]. Nun ist aber der Satz, dass es keine psychische Causalität gebe, und dass alle psychischen Zusammenhänge auf physische zurückzuführen seien, auch heute noch nichts anderes als eine metaphysische Voraussetzung, und zwar in seinem negativen Theil eine solche, die einer großen Zahl wirklich nachweisbarer psychischer Zusammenhänge widerstreitet, in seinem positiven eine solche, die eine verhältnissmäßig sehr beschränkte Anzahl von Erfahrungen zu einem allgemeinen Princip erweitert. Die Einsicht in die unzulängliche Begründung dieses Satzes ist denn auch wohl die Ursache, dass einzelne Psychologen, die sonst principiell den gleichen Standpunkt theilen, immerhin neben der Erforschung der Abhängigkeit der Bewusstseinsvorgänge von bestimmten physiologischen Gehirnprocessen auch noch die Verbindungen jener unter einander mit zur Aufgabe der Psychologie rechnen, wobei sie dann in diesem psychologischen Theil der in der englischen Psychologie des 18. Jahrhunderts ausgebildeten Theorie der »Ideenassociation« zu folgen pflegen[2]. Dies hat seinen guten Grund darin, dass die Associationslehre selbst von DAVID HARTLEY an bis auf HERBERT SPENCER meist die Associationsvorgänge bloß physiologisch zu interpretiren suchte.

Besitzt der materialistische Standpunkt der Psychologie auf alle Fälle nur den Werth einer heuristischen Hypothese, so müsste diese ihre Berechtigung zunächst durch ihre Erfolge nachweisen können. Offenbar ist es aber gerade die Ablenkung der psychologischen Aufgabe von ihrem eigentlichen Gegenstand, von dem Zusammenhang der Bewusstseinsvorgänge, der das Experiment zu einem für die Psychologie selbst ziemlich unfruchtbaren Werkzeug zu machen droht. In der That bewegen sich die von diesem Standpunkt aus unternommenen Bearbeitungen der physiologischen Psychologie, soweit sie nicht in Entlehnungen aus der Sinnes- und Gehirnphysiologie bestehen, meist gänzlich in den ausgefahrenen Geleisen der überkommenen Associationslehre. Die Vorstellungen werden nach wie vor wie unveränderliche Objecte behandelt, die kommen und gehen, in ihrer Aufeinanderfolge Verbindungen eingehen, in diesen Verbindungen den wohlbekannten Einflüssen der Uebung und Gewohnheit folgen, und endlich, wenn sie in gewisse Gruppen geordnet werden, das nicht gerade überraschende Ergebniss liefern, dass die logischen Kategorien, die

[1] MÜNSTERBERG, Grundzüge der Psychologie. Vorwort, S. VIII. Dazu des gleichen Verf.'s Psychology and Life. 1899. Diese Auffassung von der Bedeutungslosigkeit der Psychologie für die Geisteswissenschaften wird übrigens neuerdings auch von einzelnen Philosophen getheilt. Zur Kritik derselben vgl. meine Einleitung in die Philosophie. 1901. § 4.

[2] Vgl. z. B. TH. ZIEHEN, Leitfaden der physiologischen Psychologie[5]. 1900. S. 3 ff.

sich im allgemeinen für die Classification irgend welcher Begriffe dienlich erweisen, auch in diesem Fall nicht im Stiche lassen[1].

Nun sind, wie oben angedeutet, Physiologie und Psychologie Hülfsdisciplinen, die ohne wechselseitige Hülfeleistung nicht auskommen. Wie z. B. die Physiologie bei der Analyse der physiologischen Leistungen der Sinnesorgane auf die subjective Beobachtung der Sinnesempfindungen angewiesen ist, ebenso bedarf die Psychologie ihrerseits der Kenntniss der physiologischen Seite der Sinnesleistungen, um die psychologische würdigen zu können, u. s. w. Dabei ist es denn in Anbetracht der Lücken, die bald mehr unser physiologisches, bald mehr unser psychologisches Wissen bietet, unvermeidlich, dass gelegentlich das eine Gebiet zu Rathe gezogen werden muss, um für das andere einzutreten. So ist heute noch alles, was wir über die physischen Vorgänge der Lichterregung annehmen, aus den psychologischen Verhältnissen der Lichtempfindungen erschlossen; oder so können wir umgekehrt wohl auch versuchen, uns über die Bedingungen der sogenannten Uebung und Gewöhnung auf psychischem Gebiet mittels der Eigenschaften Rechenschaft zu geben, die die Nervensubstanz in den Veränderungen der Erregbarkeit unter der Nachwirkung vorangegangener Erregungen darbietet. Man muss aber seine Augen geflissentlich der wirklichen Sachlage verschließen oder Hypothesen für Thatsachen halten, wenn man behauptet, Lücken unserer Kenntnisse, die eine solche Aushülfe fordern, seien ausschließlich auf der einen, der psychologischen Seite zu finden. Auf welcher Seite hier unsere Kenntniss der Vorgänge und ihres Zusammenhangs die vollständigere oder die unvollständigere sei, dürfte sich überhaupt kaum entscheiden lassen. Wie es sich aber damit auch verhalten mag, die Behauptung, das geistige Leben entbehre eines causalen Zusammenhangs, und das eigentliche und nächste Object der Psychologie sei daher gar nicht das geistige Leben selbst, sondern dessen physische Grundlage, diese Behauptung richtet sich selbst. Die schädlichen Wirkungen dieser psychologischen Richtung bestehen aber nicht bloß darin, dass sie den eigentlichen Gegenstand der psychologischen Forschung hinter physiologischen Entlehnungen und Hypothesen verschwinden macht, sondern vornehmlich darin, dass sie in der Verwerthung der experimentellen Methoden die psychologischen Gesichtspunkte gänzlich vermissen lässt, so dass die Psychologie als solche bei ihren Experimenten in der Regel leer ausgeht. Darum liegt die Hauptgefahr für den Fortschritt unserer Wissenschaft gegenwärtig nicht mehr in den alten speculativen und empirischen Richtungen, sondern in dieser materialistischen Pseudowissenschaft, die ihre die Psychologie zerstörende Tendenz hinreichend durch die Behauptung kennzeichnet, dass die psychologische Interpretation des geistigen Lebens zu dem geistigen Leben selbst, wie es in Geschichte und Gesellschaft wirksam sei, überhaupt keine Beziehung habe.

Neben der Verwendung im Interesse des psychologischen Materialismus ist der Begriff der »experimentellen Psychologie« zuweilen noch in einem anderen, von dem oben definirten abweichenden Sinne gebraucht worden. Namentlich in Frankreich pflegte man nämlich die Versuche über Hypnose

[1] Vgl. hinsichtlich der Associationslehre unten Abschn. V, und zur Kritik des psychologischen Materialismus überhaupt die Abhandlungen: Ueber psychische Causalität, Philos. Stud. X, S. 47 ff. Ueber die Definition der Psychologie, ebend. XII, S. 1 ff.

und Suggestion vorwiegend oder sogar ausschließlich mit diesem Namen zu belegen. Dies ist jedoch mindestens eine unzulässige Verengerung des Begriffs. Insofern man jede Einwirkung auf das Bewusstsein, die eine Veränderung desselben hervorbringt, ein psychologisches Experiment nennen kann, ist natürlich in diesem weiteren Sinne auch das Hypnotisiren und das Suggeriren von Vorstellungen hierher zu rechnen, ähnlich wie die Herbeiführung einer Morphiumnarkose oder eine absichtliche Beeinflussung Träumender. Aber insofern der Hauptwerth des psychologischen Experimentes darin besteht, dass es eine exacte Selbstbeobachtung möglich macht, sind in den meisten Fällen jene Beeinflussungen keine wahren psychologischen Experimente zu nennen. Dies schließt selbstverständlich nicht aus, dass unter Umständen, in den Händen eines von exacten psychologischen Gesichtspunkten geleiteten Beobachters, dem zuverlässige und in der Selbstbeobachtung geübte Versuchspersonen zu Gebote stehen, die Suggestionsexperimente werthvolle psychologische Hülfsmittel werden können, wie dies in der That aus den Beobachtungen von O. Vogt über die Analyse der Gefühle im Zustand der Hypnose hervorgeht[1]. Aber die Bedingungen zur Anstellung exacter Versuche sind hier offenbar besonders schwer zu erfüllen, und die meisten sogenannten »hypnotischen Experimente« haben daher entweder keinen wissenschaftlichen Werth, oder es sind in ihnen einzelne interessante Thatsachen beobachtet, deren psychologische Verwerthung noch ungewiss bleibt[2].

2. Uebersicht des Gegenstandes.

Da die physiologische Psychologie in erster Linie Psychologie ist, zu ihrem Gegenstand also den Zusammenhang der Bewusstseinsvorgänge hat, wie er theils unmittelbar von uns erlebt, theils nach Analogie eigener Erlebnisse auf Grund objectiver Beobachtungen erschlossen wird, so ist auch die Reihenfolge, in der sie die einzelnen Probleme behandelt, zunächst den psychologischen Gesichtspunkten zu entnehmen, nach denen sich die Thatsachen des Bewusstseins in einzelne Gruppen sondern. Doch fordert die eingehendere Behandlung des Verhältnisses der psychischen zu der physischen Seite der Lebensvorgänge anatomische und physiologische Erörterungen, die naturgemäß in einer rein psychologischen Darstellung keine Stelle finden würden. Demnach soll der Gang der folgenden Darstellung zwar im allgemeinen ein systematischer sein; im Hinblick auf die allgemeine Orientirung in der Psychologie, die bei den Lesern dieses Werkes vorausgesetzt werden kann, wird aber, um Wiederholungen zu vermeiden, da und dort von der Forderung, dass die Erörterungen der einzelnen Capitel durch das in den vorangegangenen Enthaltene bereits vollständig vorbereitet seien, Umgang genommen werden. So setzt z. B.

[1] O. Vogt, Die directe psychologische Experimentalmethode in hypnotischen Bewusstseinszuständen. Zeitschr. für Hypnotismus, Bd. 5. 1897. S. 7, 180 ff.
[2] Ueber die Hypnose im allgemeinen vgl. unten Abschn. V.

eine kritische Besprechung der Ergebnisse der Anatomie und Physiologie des Gehirns mit Bezug auf ihren psychologischen Ertrag bereits mannigfache psychologische Kenntnisse voraus; dennoch ist es aus andern Gründen unerlässlich, diese anatomisch-physiologischen Betrachtungen der eigentlich psychologischen Untersuchung vorausgehen zu lassen; und ähnliche Verhältnisse kehren zuweilen auch in den vorzugsweise psychologischen Capiteln wieder[1].

Von der angedeuteten Verbindung theoretischer und praktisch-methodologischer Gesichtspunkte ausgehend, werden wir im Folgenden in einem ersten Abschnitt die körperlichen Grundlagen des Seelenlebens besprechen. Das reiche Material an neuen Erkenntnissen, das hier die Anatomie und Physiologie des centralen Nervensystems, zum Theil im Verein mit der Pathologie und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, zur Verfügung stellt, bedarf um so dringender einer Prüfung von Seiten der Psychologie, je mehr in der Regel schon innerhalb der naturwissenschaftlichen Gebiete, die sich an der Gewinnung dieses Materials betheiligen, mannigfache Versuche psychologischer Deutung der Thatsachen, ja Unternehmungen hervorgetreten sind, die sich nichts geringeres als eine völlige Neubegründung der Psychologie selbst auf anatomisch-physiologischer Basis zum Ziel setzen. Eine Prüfung solcher Vermuthungen und Hypothesen kann natürlich einer Uebersicht des anatomisch-physiologischen Thatbestandes nicht entbehren. Gleichwohl wird schon die Vorführung der Thatsachen hier einigermaßen von der üblichen abweichen, da der psychologische Zweck einerseits die Beschränkung auf das allgemein Bedeutsame, anderseits die besondere Hervorhebung des psychologisch Wichtigen erheischt. Es kann sich also z. B. für uns nicht darum handeln, der Gehirnanatomie in alle Details zu folgen, die sie hinsichtlich der einzelnen, in ihrer Deutung noch gänzlich zweifelhaften und oft noch umstrittenen Faserverbindungen innerhalb des Gehirns zu Tage gefördert hat, sondern es wird hier nur erforderlich sein, ein allgemeines Bild von dem Aufbau der Centralorgane und von den mit zureichender Sicherheit festgestellten Hauptverbindungen derselben unter einander und mit den peripheren Organen zu gewinnen, um sodann auf Grund der einigermaßen sichergestellten Principien der Nervenphysiologie und der psychologischen Erkenntnisse die muthmaßlichen Beziehungen der physiologischen Structur- und Functionsverhältnisse zu den psychischen Vorgängen zu erörtern.

---

[1] In meinem Grundriss der Psychologie (4. Aufl. 1901), der die Psychologie möglichst in ihrem eigenen Zusammenhang in elementarer Weise darzustellen versucht, habe ich den systematischen Gesichtspunkt strenger durchgeführt. In diesem Sinne mag daher der Grundriss theils als Ergänzung, theils als Vorbereitung zu dem gegenwärtigen Werke angesehen werden.

In einem zweiten Abschnitte werden wir sodann der eigentlichen Aufgabe der Psychologie in der Lehre von den Elementen des Seelenlebens näher treten. Solcher Elemente lehrt uns die psychologische Analyse zwei von specifisch verschiedenem Charakter kennen: die Empfindungen, als die letzten nicht weiter zerlegbaren Elemente der Vorstellungen, die wir hiernach auch die objectiven Elemente des Seelenlebens nennen können, und die Gefühle, die jene objectiven Elemente als ihre subjectiven, nicht auf die Außendinge, sondern auf den Zustand des Bewusstseins selbst bezogenen Complemente begleiten. In diesem Sinne nennen wir also blau, gelb, warm, kalt u. s. w. Empfindungen, dagegen Lust, Unlust, Erregung, Depression u. s. w. Gefühle. Es ist Werth darauf zu legen, dass diese Begriffe nicht, wie es vielfach in der Redeweise des gewöhnlichen Lebens und vielfach auch noch in der Psychologie geschieht, fortwährend vermengt, sondern dass sie streng in dem angegebenen Sinne geschieden werden. Ebenso werden wir beide Bezeichnungen durchaus auf die psychischen Elemente beschränken, nicht, wie es namentlich in der Physiologie hergebracht ist, bunt durch einander auf einfache und zusammengesetzte Inhalte zugleich anwenden. In diesem Sinn soll z. B. im Folgenden ein Zusammenhang mehrerer Töne oder eine farbige Fläche nicht als eine Empfindung, sondern als eine Vorstellung bezeichnet werden; und ebenso wollen wir die aus Verbindungen von Gefühlen hervorgehenden Gebilde ausdrücklich complexe Gefühle oder, sofern die Sprache besondere für sie passende Bezeichnungen zur Verfügung stellt, Affecte, Willensvorgänge u. dergl. nennen. Mit dieser terminologischen Unterscheidung ist natürlich über die Entstehung solcher zusammengesetzter Gebilde aus den psychischen Elementen an und für sich noch gar nichts ausgesagt; es soll dadurch nur dem dringenden Bedürfniss, die Ergebnisse der psychologischen Analyse der complexen Bewusstseinsinhalte auch durch geeignete Bezeichnungen festzuhalten, abgeholfen werden. Dass solche Ergebnisse der Analyse nicht unmittelbar als Inhalte des Bewusstseins in unverbundenem Zustande gegeben sind, versteht sich übrigens ebenso von selbst, wie die Nothwendigkeit, diese Producte der Analyse unter Abstraction von den Verbindungen, in denen sie vorkommen, zu untersuchen, thatsächlich längst von der Physiologie anerkannt ist. Empfindungen wie roth, gelb, warm, kalt u. s. w. werden von ihr in dieser ihrer abstracten Natur, d. h. ohne Rücksicht auf die im concreten Fall stets vorhandenen Verbindungen, in denen sie sich befinden, betrachtet. Wenn man nun einerseits diese letzten, nicht weiter zerlegbaren Elemente unserer Vorstellungen, und anderseits ebenso die Flächen und Körper, die wir wahrnehmen, Empfindungen nennt, so ist das eine Confusion der Begriffe, die schon in der Physiologie schädlich ist, von der

Psychologie aber von vornherein ferngehalten werden muss. Noch weniger gerechtfertigt ist endlich eine andere, bei Physiologen wie Psychologen verbreitete terminologische Verwirrung, die auf einer vom psychologischen Standpunkte aus unzulässigen Vermengung der Bewusstseinsvorgänge mit einer nachträglichen Reflexion über ihre objectiven Bedingungen beruht. Nicht selten hat man nämlich Empfindungen nur dann so genannt, wenn sie direct von äußeren Sinnesreizen herrühren, um sie dagegen, sobald sie aus irgend welchen inneren Bedingungen entstehen, als »Vorstellungen« zu bezeichnen, womit dann zugleich zusammenhing, dass man wiederum diesen Ausdruck »Vorstellungen« auf sogenannte »Erinnerungsbilder« beschränkte. Nun ist absolut nicht einzusehen, warum eine Empfindung wie roth, blau, warm, kalt u. s. w. etwas ganz anderes sein soll, wenn sie bloß von einer Erregung im sogenannten »Sehcentrum« des Gehirns begleitet ist, als wenn dazu noch die Wirksamkeit eines äußeren Reizes hinzukommt. Als Inhalt des Bewusstseins ist und bleibt blau blau, und ist die Vorstellung eines Körpers ein in der Außenwelt vorgestelltes Ding, ob der äußere Reiz oder das äußere Ding wirklich da ist oder nicht. In vielen Fällen ist allerdings das Erinnerungsbild schwächer und flüchtiger als das direct wahrgenommene; aber dieser Unterschied ist durchaus kein constanter: in unseren Träumen oder im Zustand der Hallucination können wir mit derselben Intensität wie bei der Einwirkung wirklicher Sinnesreize empfinden[1]. Solche Unterscheidungen sind also Ueberlebnisse der alten Reflexionspsychologie, in der die Bewusstseinsinhalte ihre Bedeutung immer erst durch das erhielten was der reflectirende Philosoph zu ihnen hinzudachte. Dabei schrieb man dann insgemein den »Vorstellungen« von vornherein eine immaterielle Existenz in der Seele zu, während man die »Empfindung« als etwas auffasste was erst von außen her in sie eindringe. Alles das sind offenbar Erwägungen, die, auch wenn sie richtig wären, den Bewusstseinsvorgang als solchen gar nichts angehen würden. Kann nun in der Auffassung der Empfindungen und Gefühle als psychischer Elemente der Standpunkt der physiologischen Psychologie naturgemäß kein anderer sein als derjenige der Psychologie überhaupt, so ergeben sich ihr aber eine Reihe besonderer Aufgaben, insofern gerade bei diesen letzten Elementen des Seelenlebens die Frage nach den Beziehungen zu den physischen Vorgängen im Nervensystem und in seinen Anhangsapparaten eine besondere Bedeutung gewinnt. Je mehr die Physiologie dazu gelangt ist, diese Beziehungen als durchaus regelmäßige namentlich für die Empfindungen festzustellen, gleichgültig ob sie von äußeren Sinnesreizen herrühren oder nicht, und je mehr sich allmählich auch für die Gefühle solche

[1] Näheres über diese Fragen der Terminologie vgl. unten Cap. VII, 1.

Beziehungen, wenngleich wesentlich anders geartet, bei einer tiefer eindringenden physiologischen Symptomatik ergaben, um so dringlicher wird für die Psychologie die Frage nach der Bedeutung aller dieser psychophysischen Beziehungen. Könnte auch die reine Psychologie nöthigenfalls von derselben Umgang nehmen und sich auf die Beschreibung der Elemente und ihrer unmittelbaren Beziehungen zu einander beschränken, die physiologische Psychologie muss gerade diese psychophysische Seite der Probleme als eine ihrer Hauptaufgaben betrachten.

Von den psychischen Elementen führt die Untersuchung naturgemäß zu den zusammengesetzten psychischen Gebilden, die sich in dem Bewusstsein aus jenen Elementen aufbauen. Hier wird daher der dritte Abschnitt zunächst diejenigen Gebilde behandeln, an die sich alle andern als begleitende Vorgänge anschließen: die aus der Verbindung der Empfindungen entstehenden Vorstellungen. Dabei führt nun aber der experimentelle Standpunkt, den die physiologische Psychologie einnimmt, die vorzugsweise Berücksichtigung der durch äußere Reize erzeugten Sinnesvorstellungen mit sich, weil sie am einfachsten einer experimentellen Beeinflussung zugänglich sind. Wir bezeichnen daher diesen Abschnitt als eine Lehre von der Bildung der Sinnesvorstellungen, wobei übrigens aus ähnlichen Gründen wie bei den Empfindungen wegen der in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmenden Natur der nicht durch äußere Sinnesreize erweckten Vorstellungen die dort gewonnenen Ergebnisse auch für diese als maßgebend gelten dürfen. Indem die physiologische Psychologie bei der Analyse der Vorstellungen, ebenso wie bei der Untersuchung der Empfindungen, zwischen den an einander grenzenden Gebieten der Physiologie und der Psychologie zu vermitteln hat, ist jedoch in der Lehre von den Vorstellungen der von ihr verfolgte Zweck ein vorwiegend psychologischer, während die specifisch psychophysischen Probleme, die für die Theorie der Empfindungen eine hervorragende Bedeutung besitzen, hier verhältnissmäßig zurücktreten. Die Art, wie die physiologische Psychologie die physische Seite der Sinnesfunctionen berücksichtigt, kann daher in diesem Fall keine wesentlich andere sein, als wie sie in jeder psychologischen Untersuchung, die von den zur Verfügung stehenden experimentellen Hülfsmitteln Gebrauch macht, gefordert wird.

Den Sinnesvorstellungen wird sodann im vierten Abschnitt die Analyse derjenigen seelischen Vorgänge folgen, die sich in analoger Weise als complexe Verbindungsproducte der einfachen Gefühle darstellen, wie die Vorstellungen in Empfindungen zerlegt werden können. Dabei ist aber natürlich dieses Verhältniss nicht von der Art, dass beide Gebiete in Wirklichkeit völlig von einander geschieden sind; sondern, da Empfindungen

und Gefühle überall die einander ergänzenden Bestandteile unserer seelischen Erlebnisse bilden, so sind auch die aus Gefühlen zusammengesetzten psychischen Inhalte niemals ohne gleichzeitige Vorstellungsinhalte möglich, und in vielen Fällen wirken die Gefühlselemente ebenso auf die Empfindungen und Vorstellungen wie diese auf jene bestimmend ein. Die Gesammtheit dieser subjectiven, vorwiegend aus Gefühlen sich aufbauenden Erlebnisse fassen wir unter dem Namen der Gemüthsbewegungen und Willenshandlungen zusammen, wobei der Begriff der »Gemüthsbewegungen« als der weitere betrachtet werden kann, der auch die Willensvorgänge mit einschließt. Wegen ihrer besonderen Wichtigkeit sowie mit Rücksicht auf das Verhältniss der äußeren Willenshandlungen zu andern thierischen Bewegungen, das wieder um seiner psychophysischen Beziehungen willen ein specielles Problem der physiologischen Psychologie ist, behalten wir aber hier die Doppelbezeichnung bei und beschränken sonach den Begriff der Gemüthsbewegungen auf die Affecte, denen außerdem noch, als häufig mit ihnen verbundene oder in sie übergehende Vorgänge, die intellectuellen Gefühle beizufügen sind.

Der Untersuchung der Sinnesvorstellungen, der Gemüthsbewegungen und Willenshandlungen als der complexen Gebilde des Seelenlebens wird endlich im fünften Abschnitt die Lehre von dem Bewusstsein und dem Zusammenhang der seelischen Vorgänge folgen. Die Betrachtungen der beiden vorigen Abschnitte bilden die Grundlagen für die hier auszuführende Analyse des Bewusstseins und der Verbindungen der Bewusstseinsinhalte. Denn diese setzen sich aus Vorstellungen und Gemüthsbewegungen als ihren näheren Bestandtheilen zusammen, und das Bewusstsein selbst ist nichts anderes als ein Gesammtbegriff für alle diese Vorgänge und ihre Verbindungen. Dabei ist die experimentelle Analyse dieser Verbindungen hauptsächlich auf die willkürliche Beeinflussung der Sinnesvorstellungen und ihres Verlaufs angewiesen, während sich die Gesichtspunkte für den Zusammenhang der Gemüthsbewegungen und Willenshandlungen zumeist erst aus der Analyse der gesammten Bewusstseinsvorgänge ergeben.

Hat sich der Inhalt der bisherigen fünf Abschnitte auf eine rein empirische Untersuchung der Thatsachen beschränkt, so wird schließlich der sechste, der von dem Ursprung und den Principien der geistigen Entwicklung handelt, in Kürze die allgemeinen Resultate zu gewinnen suchen, die sich aus jenen Thatsachen für die Gesammtauffassung des geistigen Lebens und für sein Verhältniss zu dem physischen Dasein ergeben. Nachdem die vorangegangene Untersuchung Bewusstseinsvorgänge und körperliche Lebensvorgänge vorläufig, ohne den Versuch einer strengeren Begriffsbestimmung der einen wie der andern, einander gegenüber

gestellt hatte, wird nun erst, auf Grund eben jener zusammenfassenden Betrachtung der Beziehungen beider zu einander, eine definitive Feststellung der Begriffe des Physischen und Psychischen und damit der Versuch einer Lösung des sogenannten Problems der Wechselwirkung zwischen Körper und Seele, wie sie dem heutigen Zustand unserer physiologischen und psychologischen Erkenntnisse und den Anforderungen der philosophischen Erkenntnisskritik entspricht, möglich sein. Auf diese Weise schließt die physiologische Psychologie mit denjenigen Fragen ab, mit denen dereinst die philosophische Psychologie zu beginnen pflegte: mit den Fragen nach dem Wesen der Seele, nach dem Verhältniss zwischen Bewusstsein und Außenwelt, und mit der Aufstellung der allgemeinen Gesichtspunkte, welche die Psychologie der Auffassung des geistigen Lebens in Gesellschaft und Geschichte entgegenbringt.

Erster Abschnitt.

Von den körperlichen Grundlagen des Seelenlebens.

Erstes Capitel.

Organische Entwicklung der psychischen Functionen.

1. Merkmale und Grenzen des psychischen Lebens.

Die psychischen Functionen bilden einen Bestandtheil der Lebenserscheinungen. Sie kommen niemals zu unserer Beobachtung, ohne von den Verrichtungen der Ernährung und Reproduction begleitet zu sein. Dagegen können diese allgemeinen Lebenserscheinungen vorkommen, ohne dass an den Substraten derselben zugleich diejenigen Eigenschaften bemerkt werden, die wir als seelische zu bezeichnen pflegen. Die nächste Frage, die eine Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens beantworten muss, lautet daher: welche Merkmale müssen an einem belebten Naturkörper gegeben sein, um psychische Functionen bei ihm annehmen zu können?

Schon diese erste Frage der physiologischen Psychologie ist von ungewöhnlichen Schwierigkeiten umgeben. Die entscheidenden Merkmale des Psychischen sind subjectiver Natur: sie sind uns nur aus dem Inhalt unseres eigenen Bewusstseins bekannt. Hier aber werden objective Kennzeichen verlangt, aus denen wir auf ein Bewusstsein zurückschließen sollen. Solche objective Kennzeichen können immer nur in gewissen körperlichen Bewegungen bestehen, die auf psychische Vorgänge hinweisen, aus denen sie entsprungen sind. Wann aber sind wir berechtigt, die Bewegungen eines Wesens auf solche zurückzuführen? Wie unsicher die Beantwortung dieser Frage ist, namentlich wenn in dieselbe metaphysische Vorurtheile sich einmengen, zeigt deutlich die Thatsache, dass

auf der einen Seite der Hylozoismus geneigt ist, jede Bewegung, selbst die des fallenden Steins, als eine psychische Action anzusehen, und dass auf der andern Seite der Spiritualismus eines DESCARTES alle seelischen Lebensäußerungen auf die willkürlichen Bewegungen des Menschen beschränken wollte. Während sich die erste dieser Ansichten jeder Prüfung entzieht, ist von der zweiten nur dies richtig, dass unsere eigenen psychischen Lebensäußerungen stets den Maßstab abgeben müssen, nach welchem wir die ähnlichen Leistungen anderer Wesen beurtheilen. Darum werden wir auch die psychischen Functionen nicht zuerst bei ihren unvollkommensten Aeußerungen in der organischen Natur aufsuchen dürfen, sondern wir werden umgekehrt vom Menschen an abwärts gehen müssen, um die Grenze zu finden, wo das psychische Leben beginnt.

Durchaus nicht alle körperlichen Bewegungen, die in unserm Nervensystem ihre Quelle haben, besitzen nun den Charakter psychischer Leistungen. Wie die normalen Bewegungen des Herzens, der Athmungsmuskeln, der Blutgefäße und Eingeweide in den meisten Fällen sich vollziehen, ohne von irgend einer Veränderung unseres Bewusstseins begleitet zu sein, so finden wir auch, dass die Muskeln der äußeren Ortsbewegung vielfach ohne unser Wissen und Wollen in einer bloß maschinenmäßigen Weise auf Reize reagiren. Derartige Bewegungsvorgänge als psychische Functionen aufzufassen, würde an sich ebenso willkürlich sein, als dem fallenden Stein Empfindung zuzuschreiben. Wenn wir so alle diejenigen Bewegungen ausschließen, die möglicher Weise ohne Betheiligung eines Bewusstseins von statten gehen, so bleiben als einzige, die den unzweifelhaften Charakter psychischer Lebensäußerungen immer besitzen, die äußeren Willenshandlungen übrig. Das uns unmittelbar gegebene subjective Kennzeichen der äußern Willenshandlung besteht aber darin, dass ihr Gefühle und Vorstellungen vorangehen, die uns als die Bedingungen der Bewegung erscheinen. Auch objectiv betrachten wir daher eine Bewegung dann als eine vom Willen abhängige, wenn sie auf ähnliche Vorgänge als ihre Bedingungen hindeutet.

Die praktischen Schwierigkeiten, die der Diagnose des Psychischen im Wege stehen, sind jedoch mit der Feststellung dieses Merkmals noch keineswegs beseitigt. Nicht in allen Fällen lassen sich rein mechanische Reflexe oder bei den niedersten Wesen selbst Bewegungen aus äußeren physikalischen Ursachen, wie z. B. die Imbibition quellungsfähiger Körper, die Volumänderung durch Temperaturschwankungen, mit Sicherheit von Willenshandlungen unterscheiden. Namentlich kommt hier in Betracht, dass es zwar Kennzeichen gibt, die mit voller Gewissheit die Existenz der letzteren verrathen, dass aber beim Mangel dieser Kennzeichen nicht immer auf das Fehlen solcher Handlungen, noch weniger

also auf das Fehlen psychischer Functionen überhaupt geschlossen werden darf. Unsere Untersuchung kann hier immer nur diejenige untere Grenze bestimmen, bei der das psychische Leben nachweisbar wird; ob es nicht in Wirklichkeit schon auf einer früheren Stufe beginnt, bleibt Gegenstand bloßer Muthmaßung.

Das in der Regel benutzte objective Merkmal äußerer Willenshandlungen ist nun die Beziehung der Bewegung zu den allverbreiteten thierischen Trieben, dem Nahrungs- und Geschlechtstrieb. Zu Ortsbewegungen, die den Charakter von Willenshandlungen an sich tragen, können aber diese Triebe nur in Folge von Sinneserregungen führen; und das Kennzeichen, nach welchem wir die durch Sinneserregungen erzeugten Bewegungen auf einen Bewusstseinsvorgang beziehen, besteht allgemein darin, dass jene nicht mit mechanischer Regelmäßigkeit auf einen gegebenen äußeren Reiz eintreten, sondern nach wechselnden Bedingungen zweckmäßig abgeändert und mit vorangegangenen Sinneseindrücken in Verbindung gebracht werden. Eine Beurtheilung auf Grund dieser Merkmale kann, da auch die ganz automatisch verlaufenden Lebensvorgänge eine gewisse Zweckmäßigkeit und einen Zusammenhang ihrer auf einander folgenden Acte erkennen lassen, im einzelnen Fall zweifelhaft sein. Eine länger dauernde aufmerksame Beobachtung lebender Wesen wird aber doch in der Regel sicher entscheiden lassen, ob bestimmte Lebensäußerungen nur aus jener Continuität innerer Zustände begreiflich sind, die wir Bewusstsein nennen, oder ob sie möglicher Weise ohne ein solches entstanden sind. Dass nun in diesem Sinne vom Menschen bis herab zu den Protozoen das Bewusstsein ein allgemeines Besitzthum lebender Wesen ist, kann nicht zweifelhaft sein. Auf den niedersten Stufen dieser Entwicklungsreihe werden freilich die Vorgänge des Bewusstseins äußerst eng begrenzt und der Wille durch die allverbreiteten organischen Triebe immer nur in einfachster Weise bestimmt sein. Gleichwohl sind die Lebensäußerungen schon der niedersten Protozoen nur unter dieser Voraussetzung erklärlich. So kehrt die morphologisch als eine membranlose Zelle zu deutende Amöbe (vgl. unten Fig. 2) gelegentlich zu den Amylumkörnern, die ihr irgendwo begegnet sind, nach kurzer Zeit wieder zurück, um sie von neuem als Nahrungsmasse in ihren weichen Protoplasmaleib aufzunehmen[1]. Manche der bewimperten Infusorien verfolgen andere, um sie

[1] ROMANES, L'intelligence des animaux, 2. édit. 1889. I, p. 17. MAX VERWORN, Psychophysiologische Protisten-Studien. 1889. S. 146 ff. Die Annahme von VERWORN, dass erst bei den Ciliaten Willenshandlungen anfangen, bei den nicht bewimperten Protozoen aber alle Reizbewegungen, soweit sie nicht rein mechanischen oder chemischen Ursprungs sind, als Reflexe zu deuten seien, ist offenbar nicht sowohl ein Ergebniss von Beobachtungen als der allgemeinen theoretischen Voraussetzung, dass sich die Willenshandlungen aus den Reflexen entwickeln müssten. Ueber diese Voraussetzung vgl. unten Abschn. IV.

zu tödten und zu verzehren[1]. Alles dies sind Erscheinungen, die auf eine, wenn auch wahrscheinlich nur über eine sehr kurze Zeit sich erstreckende Continuität psychischer Vorgänge und mindestens bei den Ciliaten auch auf einen Wechsel in der Wahl der zur Befriedigung der Triebe dienenden Mittel hinweisen, wie er als ein bloß mechanischer Erfolg äußerer Einwirkungen unerklärlich sein würde.

Schwieriger ist natürlich die Frage, ob die psychischen Lebensäußerungen auf jener Sprosse der organischen Stufenleiter, wo wir äußere Willenshandlungen wahrnehmen, wirklich erst beginnen, oder ob die Anfänge derselben noch weiter zurückzuverlegen sind. Ueberall, wo sich lebendes Protoplasma vorfindet, zeigt dasselbe die Eigenschaft der Contractilität: es vollführt theils auf äußere Reize, theils ohne sichtbare Einwirkung von außen Bewegungen, die den Willenshandlungen der niedersten Protozoen ähnlich sind, und die sich nicht aus äußeren physikalischen Einflüssen, sondern nur aus Kräften erklären lassen, die in der contractilen Substanz selbst ihren Sitz haben. Derartige Bewegungen, die in dem Moment erlöschen, wo die Substanz abstirbt, zeigt sowohl der protoplasmatische Inhalt der jugendlichen Pflanzenzellen wie das im Pflanzen- und Thierreich vorkommende freie Protoplasma; ja es ist wahrscheinlich, dass alle Elementarorganismen, mögen sie nun selbständig existiren oder in einen zusammengesetzten Organismus eingehen, mindestens während einer gewissen Entwicklungszeit die Eigenschaft der Contractilität besitzen. So zeigen die Lymphkörper, die im Blute und in der Lymphe der Thiere, außerdem im Eiter und als wandernde Elemente in den Geweben vorkommen, Gestaltänderungen, die in ihrer äußeren Beschaffenheit von den Bewegungen niederster, ihnen außerdem manchmal in der Leibesform durchaus gleichender Protozoen nicht zu unterscheiden sind (Fig. 1). Nur der Willenscharakter dieser Bewegungen lässt sich nicht nachweisen. Zwar hat man, namentlich an den farblosen Blutzellen wirbelloser Thiere, eine Aufnahme fester Stoffe beobachtet, die als Nahrungsaufnahme angesehen werden könnte[2]. Doch fehlt hier, ebenso wie bei den mit der Ausübung von Verdauungsfunctionen verbundenen Reizbewegungen gewisser Pflanzen, jede sichere Hindeutung darauf, dass ein von Empfindungen bestimmter Trieb zu den Nahrungsstoffen stattfinde, oder dass überhaupt zwischen dem Reiz und der Bewegung irgend ein psychologisches Zwischenglied gelegen sei[3]. Aehnlich verhält es sich mit den durch wechselnde

[1] FAMINZYN, Das psychische Leben der einfachsten Geschöpfe. 1890 (russisch), citirt bei BECHTEREW, Bewusstsein und Hirnlocalisation. 1898. S. 6.

[2] M. SCHULTZE, Das Protoplasma der Rhizopoden. 1863. ENGELMANN, Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. II. 1869. VERWORN, Die Bewegung der lebendigen Substanz. 1892. S. 51 ff. Allgemeine Physiologie. 1901. S. 363 ff.

[3] DARWIN, Insektenfressende Pflanzen. A. d. Engl. von J. V. CARUS. 1876. Besonders Cap. X, S. 208 ff. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. I². 1897. S. 364 ff.

Vertheilung von Wasser und Kohlensäure, sowie durch veränderliche Lichtbestrahlung herbeigeführten Bewegungen niederer Algen, Pilze und Schwärmsporen. Insbesondere auf die Bewegungen gewisser Bakterien besitzen die Athmungsgase und das Licht einen so plötzlichen Einfluss, dass jene Bewegungen unmittelbar den Eindruck machen, als seien sie durch Empfindungen hervorgerufen. Doch bleibt auch hier die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass es sich um bloß physikalische Effecte handelt, wie solche bei den durch die Veränderungen des Feuchtigkeitsgrades der Umgebung hervorgerufenen Bewegungen unzweifelhaft anzunehmen sind[1].



Fig. 1. Lymphkörper. *a—k* Gestaltänderungen der lebenden Zellen; *l* die abgestorbene Zelle.

Immerhin ist bei der Beurtheilung aller dieser Thatsachen zu beachten, dass mit der Nachweisung physikalischer Bedingungen, aus denen die Erscheinungen der Contraction des Protoplasmas und der Bewegung von Elementarorganismen abgeleitet werden können, die Annahme begleitender psychischer Vorgänge nicht unvereinbar ist. Auch die Vorgänge in unserm eigenen Nervensystem sucht die Physiologie aus allgemeineren physikalischen Kräften abzuleiten, ohne Rücksicht darauf, ob solche Nervenprocesse von Bewusstseinsvorgängen begleitet sind oder nicht. Erkenntnisslehre und Naturphilosophie verbieten uns, körperliche Lebensäußerungen anzunehmen, die nicht auf allgemeingültige Naturgesetze zurückführbar wären; und die Physiologie, indem sie nach diesem Grundsatze handelt, hat denselben, sobald es ihr gelungen ist, bis zur Lösung ihrer Aufgaben vorzudringen, noch immer bestätigt gefunden. Demnach kann niemals aus der physischen Natur der Bewegungen, sondern immer erst aus den sie begleitenden näheren Bedingungen auf die gleichzeitige Existenz psychischer Functionen geschlossen werden. Wohl aber lehrt die Beobachtung, dass die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmas, ob wir nun psychische Lebensäußerungen an ihm nachweisen können oder nicht, im wesentlichen gleicher Art sind. Insbesondere gilt dies auch von der Contractilität und Reizbarkeit

[1] TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv f. Physiol. XXVI, S. 537; XXIX, S. 415; XXX, S. 95. PFEFFER, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, I, S. 363, 483. II. S. 582. Näheres unten Cap. VII, 3. Ueber die physikalischen Ursachen der Protoplasmabewegung vgl. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. 1892. S. 172.

desselben. Nimmt man zu dieser Uebereinstimmung der Erscheinungen in physischer Beziehung noch hinzu, dass sich eine fest bestimmte Grenze nicht aufzeigen lässt, bei der die Bewegungen des Protoplasmas zuerst einen psychologischen Charakter gewinnen, sondern dass sich von dem eingeschlossenen Protoplasma der Pflanzenzellen an durch die wandernden Lymphkörper der Thiere, die selbständigen Moneren und Rhizopoden bis zu den rascher beweglichen, mit Wimperkleid und Mundöffnung versehenen Infusorien ein allmählicher Uebergang vollzieht, so lässt sich die Vermuthung nicht zurückweisen, dass die Fähigkeit zu psychischen Lebensäußerungen allgemein vorgebildet sei in der contractilen Substanz.

Die Annahme, dass die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen wie die Anfänge des Lebens überhaupt, muss demnach vom Standpunkt der Beobachtung aus als eine durchaus wahrscheinliche bezeichnet werden. Die Frage nach dem Ursprung der geistigen Entwicklung fällt auf diese Weise mit der Frage nach dem Ursprung des Lebens zusammen. Kann aber die Physiologie vermöge der durchgängigen Wechselwirkung der physischen Kräfte von der Voraussetzung nicht Umgang nehmen, dass die Lebensvorgänge in den allgemeinen Eigenschaften der Materie ihre letzte Grundlage finden, so wird die Psychologie mit dem nämlichen Rechte in dem allgemeinen Substrat der Naturerscheinungen schon die Bedingungen voraussetzen müssen, die in der psychischen Seite der Lebenserscheinungen zur Aeußerung gelangen. Bei dieser letzten Annahme darf nur niemals vergessen werden, dass jenes atente Leben der leblosen Materie weder, wie es der Hylozoismus thut, mit dem actuellen Leben und Bewusstsein verwechselt, noch, wie es von dem Materialismus geschieht, als eine Function der Materie betrachtet werden darf. Der erstere fehlt, weil er Lebenserscheinungen da statuirt, wo nicht sie selbst uns gegeben sind, sondern nur die allgemeine Grundlage, die sie möglich macht; der letztere irrt, weil er eine einseitige Abhängigkeit annimmt, wo nur eine Beziehung gleichzeitiger, unter einander unvergleichbarer Vorgänge stattfindet. Mit dem Begriff der materiellen Substanz bezeichnen wir die Grundlage aller objectiven Erscheinungen. Demgemäß hat dieser Begriff die Bestimmung, das physische Geschehen, darunter auch die physischen Lebenserscheinungen, begreiflich zu machen. Insofern uns aber unter den letzteren zugleich solche Bewegungen entgegentreten, die auf ein Bewusstsein hindeuten, können die Voraussetzungen über die Materie immer nur den äußeren Zusammenhang jener Bewegungen erklären, niemals die begleitenden psychischen Functionen, auf die wir aus unserem eigenen Bewusstsein zurückschließen.

Die Frage nach den entscheidenden objectiven Merkmalen des psychischen Lebens kann selbstverständlich beim Eintritt in die Psychologie nicht sofort endgültig beantwortet werden, sondern es kann sich hier zunächst nur um eine kurze Kennzeichnung des in dieser Frage einzunehmenden empirischen Standpunktes handeln. Auch ist leicht zu sehen, dass der große Widerstreit der Meinungen in diesem Fall hauptsächlich von der Hereinmengung philosophischer Ansichten oder auch von Vorurtheilen herrührt, die in solchen ihre Quelle haben. Nur hieraus begreift es sich, dass sich noch heute die Ansichten über die Grenzen des psychischen Lebens gelegentlich zwischen den nämlichen Gegensätzen bewegen wie zur Zeit DESCARTES', indem man bald die Thiere, wenn nicht samt und sonders, so doch bis zu den höheren Wirbellosen und den niederen Wirbelthieren hinauf für bloße Reflexmaschinen erklärt[1], bald dagegen Leben und Beseelung als völlig zusammenfallende Begriffe ansieht und daher auch den Pflanzen ein Bewusstsein zuschreibt[2]. Bei der ersten dieser Auffassungen spielt offenbar der Umstand eine gewisse Rolle, dass man die Alternative »psychisch oder physisch« so zu stellen pflegt, als wenn der eine dieser Begriffe den andern ausschlösse, ähnlich wie dies schon von DESCARTES auf Grund seines metaphysischen Dualismus geschah. Aber diese Alternative ist falsch, weil der enge Zusammenhang der physischen Lebenserscheinungen und der Bewusstseinsvorgänge die Relation »physisch und psychisch« von vornherein wahrscheinlicher macht. In der That wird man ja z. B. ohne weiteres eine Empfindung als eine psychische Qualität anerkennen, ohne behaupten zu wollen, dass sie nicht auch von einem physischen Vorgang im Sinnesorgan und im Sinnescentrum begleitet sei. Inwieweit nun eine solche in vielen Fällen zweifellose Coexistenz von beiderlei Lebensvorgängen überhaupt vorauszusetzen sei, das ist natürlich wiederum nicht im Eingang in die Psychologie zu beantworten. Jedenfalls muss aber die Auffassung der Thatsachen getrübt werden, wenn man ihnen von vornherein mit jener Alternative gegenübertritt. Zu solchen Trübungen ist hier um so leichter die Gelegenheit geboten, als nicht bloß, wie oben schon angedeutet, der zweckmäßige Charakter vieler Bewegungen, die wir mit Wahrscheinlichkeit als bloß automatische ansehen dürfen, sondern auch gewisse Selbstregulirungen, die bei diesen vorkommen, im einzelnen Fall die Grenzbestimmung erschweren[3]. Ebenso wenig wie die mechanistische Deutung der Bewegungen niederer Thiere ist aber die Annahme eines Beseeltseins und eines Bewusstseins der Pflanzen auf unbefangene und vorurtheilslose Beobachtungen gegründet. Vielmehr erkennt FECHNER, der Hauptvertreter dieser Ansicht, ausdrücklich an, dass er aus allgemeinen philosophischen Gründen zu seiner Annahme gekommen sei, wie er denn auch der Erde und den andern Weltkörpern ein Bewusstsein zuschreibt, zu welchem die individuellen Bewusstseinsformen der auf ihnen lebenden Pflanzen und Thiere als ihre Theile gehören sollen[4]. Eine gewisse Berechtigung lässt sich

---

[1] A. BETHE, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? PFLÜGERS Archiv f. Physiologie. Bd. 70, 1898, S. 15 ff. Vgl. dazu die kritischen Bemerkungen von WASMANN, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 1899, und Biol. Centralblatt, XVIII, 1898, S. 578.

[2] FECHNER, Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen. 1848. 2. Aufl. 1899.

[3] Vgl. hierzu die späteren Erörterungen über die Triebbewegungen (Abschn. IV) und über das Bewusstsein (Abschn. V).

[4] FECHNER, Zendavesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits. I. 1851.

allerdings solchen Hypothesen insofern nicht absprechen, als sie auf die innere Unmöglichkeit der Annahme hinweisen, das psychische Leben könne irgendwo und irgendwann plötzlich neu entstehen, ohne dass in den allgemeinen Substraten der Lebensvorgänge dazu schon die allgemeinen Bedingungen gegeben wären. Aber die Frage, wie man sich diese Bedingungen zu denken habe, ist eine metaphysische; sie liegt ganz und gar außerhalb der Psychologie und ihrer empirischen Aufgaben.

2. Differenzirung der psychischen Functionen und ihrer Substrate.

Die organische Zelle in den Anfängen ihrer Entwicklung stellt entweder eine hüllenlose, in allen ihren Theilen contractile Protoplasmamasse dar, oder sie enthält bewegliches Protoplasma innerhalb einer festeren und bewegungslosen Begrenzungshaut. In diesen Formen treten uns zugleich die niedersten selbständigen Organismen entgegen, an denen wir Bewegungsvorgänge wahrnehmen, die auf psychische Bedingungen hinweisen (Fig. 2). Die Substrate der elementaren psychischen Functionen

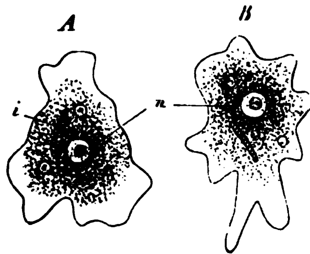


Fig. 2. Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung. *n* Kern. *i* aufgenommene Nahrung.

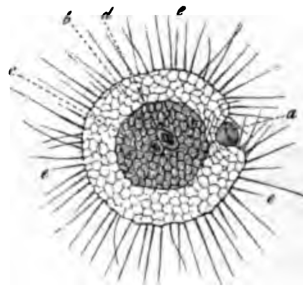


Fig. 3. Actinosphärium. *a* ein aufgenommener Bissen, welcher in die weiche Leibesmasse eingedrückt wird. *b* Corticalschichte des Körpers. *c* centrales Parenchym. *d* Nahrungsballen in dem letztern. *e* Wimpern der Corticalschichte.

erscheinen hier noch vollkommen ungetrennt und zugleich über die ganze Leibesmasse verbreitet. Der einzige Sinn, der deutlich functionirt, ist der Tastsinn: die Eindrücke, die auf irgend einen Theil des contractilen Protoplasmas stattfinden, lösen zunächst an der unmittelbar berührten Stelle eine Bewegung aus, die sich dann in zweckmäßiger Coordination über den ganzen Körper verbreiten kann.

Eine erste Scheidung der psychischen Functionen vollzieht sich schon bei jenen Protozoen, bei denen sich aus der Umhüllungsschichte der contractilen Leibessubstanz besondere Bewegungsapparate, Cilien und Ruderfüße, entwickelt haben (Fig. 3). Nicht selten geht diese Entwicklung

Hand in Hand mit der Differenzirung der Ernährungsfunctionen, mit der Ausbildung einer Nahrungsöffnung und Verdauungshöhle, zu denen häufig noch ein offenes Canalsystem hinzukommt, in welchem durch eine contractile Blase die Saftbewegung unterhalten wird. Die Wimpern, welche diesen Infusorien eine ungleich raschere Beweglichkeit verleihen, als sie den bloß aus zähflüssiger Leibesmasse bestehenden niedersten Formen der Moneren und Rhizopoden zukommt, functioniren zugleich als Tastorgane, und zuweilen scheinen sie außerdem gegen Licht empfindlich zu sein. Auch der bei manchen Infusorien vorkommende rothe Pigmentfleck steht möglicher Weise zur Lichtempfindung in Beziehung; doch ist seine Deutung als primitives Sehorgan immerhin unsicher.

Eine eingreifendere Scheidung der Functionen und ihrer Substrate vollzieht sich erst bei den zusammengesetzten Organismen. Indem sich der Keim derselben in eine Mehrheit von Zellen spaltet, erscheinen diese ursprünglich noch gleichartig und zeigen demnach auch nicht selten in übereinstimmender Weise die primitive Contractilität des Protoplasmas. Aber indem sich die Zellen weiterhin nach Stoff und Form verändern, und indem aus ihnen selbst und aus ihren Wachsthumsproducten die Gewebe des Pflanzen- und Thierkörpers hervorgehen, scheiden sie sich zugleich immer vollständiger in Bezug auf ihre Function. Ueber den Bedingungen, die diesem die gesammte organische Natur umfassenden Process der Differenzirung zu Grunde liegen, schwebt noch ein Dunkel. Wir sind hier ganz und gar auf die Kenntniss der äußern Formumwandlungen beschränkt, in denen jene Entwicklung ihren Ausdruck findet.

In der Pflanze gelangen augenscheinlich die nutritiven Functionen zu einer so mächtigen Ausbildung, dass namentlich die höhern Pflanzen ausschließlich in der Vermehrung und Neubildung organischer Substanz aufgehen. Im Thierreich dagegen besteht der Entwicklungsprocess vorwiegend in der successiv erfolgenden Scheidung der animalen von den vegetativen Functionen und in einer daran sich anschließenden Differenzirung jeder dieser Hauptrichtungen in ihre einzelnen Gebiete. Die ursprünglich gleichartige Zellenmasse des Dotters sondert sich zuerst in eine periphere und in eine centrale Schichte von abweichender Formbeschaffenheit (Fig. 4 und 5), indess sich der Dotterraum allmählich zur künftigen Leibeshöhle erweitert. In diesem Stadium scheinen Empfindung und Bewegung ausschließlich an die äußere Zellenschichte, das Ektoderm, die nutritiven Functionen an die innere, das Entoderm, gebunden zu sein. Auf einer weiteren Entwicklungsstufe bildet sich dann zwischen beiden eine weitere Schichte von Zellen aus, das Mesoderm. Von den Coelenteraten an bis herauf zu den Wirbelthieren ist auf diese Weise der Anfang der Entwicklung ein gleichartiger, indem mit der Trennung

in die drei Keimschichten die Differenzirung der Organe beginnt. Die äußere dieser Schichten wird zur Grundlage des Nervensystems und der Sinnesorgane sowie der Muskulatur, die innere liefert die Ernährungsapparate, die mittlere das Gefäßsystem. Bei den Wirbelthieren geht überdies die Anlage des Skelets aus dem Ektoderm hervor.

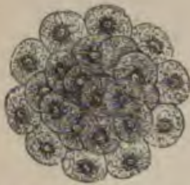


Fig. 4. Der Eidotter im letzten Stadium der Dotterfurchung.



Fig. 5. Sonderung der aus der Dotterfurchung hervorgegangenen Zellenmasse in einen peripheren und centralen Theil (*c* und *d*).



Fig. 6. Neuromuskelzellen von Hydra, nach KLEINENBERG. (Epithelmuskelzellen, HERTWIG.) *m* Muskelfortsätze.

Mit dieser Scheidung der Organe differenziren sich zugleich die ihnen angehörenden Gewebselemente. Nachdem die Sonderung in Ektoderm und Entoderm eingetreten ist, finden sich zunächst in den Zellen des ersteren noch die Functionen der Empfindung und Bewegung vereinigt. Als eine beginnende Scheidung dieser Hauptfunctionen hat man es wohl anzusehen, wenn bei den Hydren und Medusen die Zellen des Ektoderm nach innen contractile Fortsätze entsenden, so dass die sensorische und motorische Function noch in je einer Zelle vereinigt bleiben, aber sich auf verschiedene Gebiete derselben vertheilen (Fig. 6)[1]. Indem dann aber die Eigenschaften der Empfindung und der Contractilität an besondere, auch räumlich von einander entfernt liegende Zellen übergehen, entwickeln sich verbindende Elemente, die den functionellen Zusammenhang jener vermitteln. So entsteht eine dritte Gattung von Zellen, die, in die Verbindungswege zwischen den Sinnes- und Muskelzellen eingeschaltet, wahrscheinlich die Function von Organen der Aufnahme und Uebertragung der Reize übernehmen. Die Sinneszellen werden nun zu äußeren Hülfselementen, die zur Aufnahme der physikalischen Reizvorgänge bestimmt sind; sie erfahren damit zugleich eine Differenzirung, die sie für die Erregung durch verschiedene Formen äußerer Bewegungsvorgänge geeignet macht. Ebenso werden die contractilen Zellen zu Hülfselementen, welche die auf sie übertragenen Erregungen aufnehmen

[1] KLEINENBERG, Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. 1872, S. 21 ff. O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878, S. 157.

und in äußere Bewegungen umsetzen. Zu den Mittelpunkten der psychischen Functionen werden aber die Zellen dritter Art, die Nervenzellen, die durch ihre Ausläufer und deren Verbindungen mit den Sinnes- und Muskelzellen den Zusammenhang jener Functionen herstellen. Auf diese Weise bietet sich uns als einfachstes Schema eines Nervensystems die Verbindung einer central gelegenen Nervenzelle mit einer Sinneszelle auf der einen und einer contractilen Muskelzelle auf der andern Seite, die, beide der Außenwelt zugekehrt, die Aufnahme von Sinneseindrücken und die motorische Reaction auf dieselben bewirken.

Aber dieses einfachste Schema ist ohne Zweifel nirgends verwirklicht. Sobald es zur Ausbildung besonderer Nervenzellen kommt, treten diese sofort in vielfacher Zahl auf, hinter und neben einander zu Reihen verbunden, so dass nun zahlreiche dieser Zellen erst durch die Vermittelung anderer mit den Außengebilden in Verbindung stehen. Mit dieser Vermehrung der centralen Elemente ergreift dann der Process der Differenzirung die Nervenzellen selbst. Sie gewinnen verschiedene Function je nach den Verbindungen, in die sie unter einander und mit den peripheren Organen gebracht sind. Jene, die den Endorganen näher liegen, werden zu psychophysischen Hülfsfunctionen verwendet, die ohne Betheiligung des Bewusstseins von statten gehen. Andere treten in nächste Beziehung zu den nutritiven Verrichtungen: sie unterhalten und reguliren die physiologischen Vorgänge der Secretion und der Blutbewegung; damit treten sie aus dem unmittelbaren Connex der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens, um nur noch in mittelbarer Weise auf dieses einen Einfluss auszuüben. Diese fortschreitende Differenzirung der Functionen und ihrer Substrate innerhalb des Nervensystems findet ihren Ausdruck in der relativen Massezunahme der nervösen Elemente und in der Ausbildung besonderer Nervencentren, die aus Anhäufungen zahlreicher Nervenzellen und ihrer fibrillären Ausläufer zusammengesetzt sind.

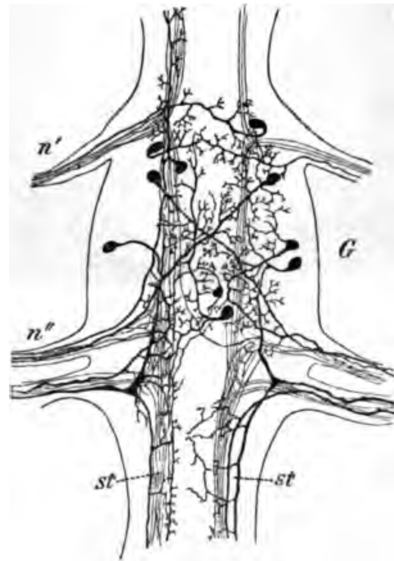


Fig. 7. Ganglion des Bauchstrangs vom Regenwurm (Lumbricus), nach RETZIUS. *G* Ganglion. *st* Bauchstrang. *n'*, *n''* Nerven.

Solche Centren sind die Ganglien der Wirbellosen, die in den verschiedensten Abstufungen der Entwicklung vorkommen, von den verhältnissmäßig

einfach gestalteten Nervenringen der Coelenteraten, der niederen Würmer und Mollusken an bis zu den gehirnartigen Ganglienmassen der Arthropoden und höheren Mollusken (Fig. 7).

In der Classe der Wirbelthiere endlich tritt die Bedeutung der Nervencentren für die gesammte Organisation von Anfang an in ihrer Beziehung zur äußeren Körperform und zu der Ausbildung der verschiedenen Organsysteme hervor. Unmittelbar nach der Trennung der Bildungsmassen in die zwei Schichten der Keimanlage entsteht nämlich hier inmitten des Ektoderms eine nach oben offene Rinne, in deren Tiefe ein dunkler Streif, der Primitivstreif, die Körperachse des künftigen Organismus bezeichnet (Fig. 8). Jene Rinne schließt sich später zum Medullarrohr, der Anlage des Rückenmarks und seiner Umhüllungen, aus der oben als seine



Fig. 8. Fruchthof des Kaninchens mit der Embryonalanlage. *a* Primitivrinne mit dem Primitivstreif in der Tiefe. *b* Embryonalanlage. *c* innerer leyerförmiger Theil des Fruchthofs. *d* äußerer kreisrunder Theil desselben.



Fig. 9. Querschnitt durch eine Hälfte des Medullarrohrs, nach His. Rechts, an der Innenwand des Rohrs liegen noch unveränderte Keimzellen, links, nach außen, sich entwickelnde Nervenzellen. *m* vordere (motorische), *s* hintere (sensible) Nervenwurzel.

Erweiterung die Anlage des Gehirns hervorwächst. Mit der Schließung des Medullarrohres beginnt dann zugleich die Differenzirung der Keimzellen zu Nervenzellen, indem jene wachsen und Ausläufer aus sich hervorsprießen lassen, die in die verschiedenen Zellenfortsätze übergehen (Fig. 9)[1].

Hiermit beginnen diejenigen Differenzirungen der Functionen und

[1] His, Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abth. 1890. S. 95.

ihrer Substrate, deren Untersuchung die Aufgabe der folgenden Capitel sein wird. Wir gehen hierbei aus von der Betrachtung der Bauelemente des Nervensystems nach ihren morphologischen und chemischen Eigenschaften. An sie schließt sich die Frage nach der Natur der in diesen Elementen wirksamen Vorgänge oder das Problem einer physiologischen Mechanik der Nervensubstanz. Hierauf soll eine kurze Beschreibung der Formentwicklung der Nervencentren, mit besonderer Rücksicht auf die Bauverhältnisse des menschlichen Gehirns, die beiden Hauptaufgaben vorbereiten, die sich auf die zusammengesetzten Leistungen des Nervensystems beziehen. Diese Aufgaben selbst bestehen aber zunächst in der Ermittelung des Verlaufs der nervösen Leitungsbahnen, wie er durch die besonderen Verbindungen der Elementartheile bedingt ist, und sodann in der Beantwortung der letzten für die Beziehungen zu den psychischen Lebensvorgängen wichtigsten Frage nach der physiologischen Function der Centraltheile.

Zweites Capitel.

Bauelemente des Nervensystems.

1. Formelemente.

In die Zusammensetzung des Nervensystems gehen dreierlei Formelemente ein: erstens Zellen von eigentümlicher Form und Structur, die Nervenzellen oder Ganglienzellen, zweitens faserige Gebilde, welche als Fortsätze dieser Zellen entstehen, die Nervenfasern, und drittens eine theils feinkörnige, theils fibrilläre Substanz, Punktsubstanz genannt, die aus feinsten Verzweigungen von Nervenfasern und von Ausläufern der Nervenzellen besteht. Dazu kommt eine dem Bindegewebe zugerechnete Zwischensubstanz von theils faseriger, theils formloser Beschaffenheit. Die Nervenzellen mit der sie umgebenden fibrillären Punktsubstanz machen einen wesentlichen Bestandtheil aller Centraltheile aus. In den höheren Nervencentren sind sie aber auf bestimmte Gebiete beschränkt, die theils durch ihren größeren Reichthum an Blutcapillaren, theils durch Pigmentkörnchen, die sowohl im Protoplasma der Zellen wie in der Punktsubstanz angehäuft sind, eine dunklere Färbung besitzen. Durch die Begrenzung dieser grauen Substanz gegen die weiße oder Marksubstanz lassen sich daher leicht mit freiem Auge die zellenführenden Theile der Centralorgane erkennen. Dabei verdankt die Marksubstanz ihre eigenthümliche

Beschaffenheit hauptsächlich den Markhüllen, mit denen sich die aus der grauen Substanz hervortretenden Nervenfasern umgeben. Die bindegewebige Kittsubstanz bildet als weiche, größtentheils formlose Masse, Neuroglia, den Träger der centralen Zellen und Fasern. Als ein festeres, sehnenähnlich gefasertes Gewebe durchzieht und umhüllt sie die peripheren Nerven in der Form des Neurilemma; als eine glasartig durchsichtige, sehr elastische Haut, welche nur an einzelnen Stellen Zellkerne führt, umkleidet sie die meisten peripheren und einen Theil der centralen Nervenfasern in der Gestalt der SCHWANN'schen Primitivscheide. Diese Kittsubstanzen bilden ein stützendes Gerüste für die nervösen Elemente; außerdem sind sie die Träger der Blutgefäße, und das Neurilemma verleiht den nicht durch feste Knochenhüllen geschützten peripheren Nerven die erforderliche Widerstandskraft gegen mechanische Einwirkungen.

a. Die Nervenzellen.

Die Nervenzellen (Fig. 10—14) entbehren wahrscheinlich überall der eigentlichen Zellhülle. Sie stellen bald runde, bald mehreckig gestaltete Protoplasmaklumpen dar, welche so außerordentliche Größenunterschiede zeigen, dass manche kaum mit Sicherheit von den kleinen Körperchen des Bindegewebes unterschieden werden können, während andere die Sichtbarkeit mit bloßem Auge erreichen. Gegen das körnig getrübte Protoplasma contrastirt der lichte, deutlich bläschenförmige und mit einem Kernkörperchen versehene Kern. In den Centralorganen sind die Zellen ohne weiteres in die weiche Bindesubstanz eingebettet, in den Ganglien sind sie meistens von einer bindegewebigen und elastischen Scheide umgeben, welche oft unmittelbar in die Scheide einer abgehenden Nervenfaser sich fortsetzt. Einen charakteristischen Bestandtheil der Nervenzellen bilden die Fortsätze derselben, von denen in der Regel einer, der Achsenfortsatz, auch Nervenfortsatz oder Neurit genannt, unmittelbar in eine Nervenfaser übergeht, während die andern, die Dendriten oder Protoplasmafortsätze, sofort oder nach kurzem Verlauf sich in feine Fibrillen verästeln. Statt aus der Zelle selbst können übrigens solche dendritenartige Fortsätze auch aus dem Achsenfortsatz sich abzweigen (*c* Fig. 14). Sie werden dann als Collateralen bezeichnet. Besonders ausgebildet findet sich dieser doppelte Typus an vielen größeren Nervenzellen im Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere.

Indem die Nervenfasern nicht bloß, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, ursprünglich aus den Nervenzellen hervorwachsen (Fig. 9), sondern auch fortan mit diesen als deren Fortsätze in Verbindung bleiben, bilden sie demnach keine selbständigen Elemente des Nervensystems, sondern dieses lässt sich in seinem ganzen Zusammenhang als ein großes

Conglomerat von Nervenzellen betrachten, die durch fibrilläre Ausläufer mit einander verflochten sind. Dieses Verhältniss macht nur bei denjenigen Ausläufern der centralen Zellen, die mit den peripheren Organen in Verbindung treten, einer scheinbar größeren Selbständigkeit der fibrillären Elemente Platz. Doch besitzen selbst die Fibrillen der oft große Entfernungen continuirlich durchlaufenden Muskel- und Hautnerven an sich nur den Charakter weit sich erstreckender Zellenfortsätze. Es ist daher auch vorzugsweise die Nervenzelle, die in Bezug auf die Zahl und das sonstige Verhalten ihrer Fortsätze, sowie in ihrer eigenen Structur charakteristische, innerhalb der verschiedenen Theile des Nervensystems vielfach abweichende Eigenschaften darbietet[1]. Bei stärkerer Vergrößerung lassen

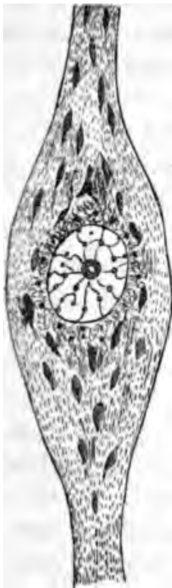


Fig. 10. Bipolare Nervenzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks vom Rinde, ohne Behandlung mit färbenden Reagentien, nach JUL. ARNOLD.

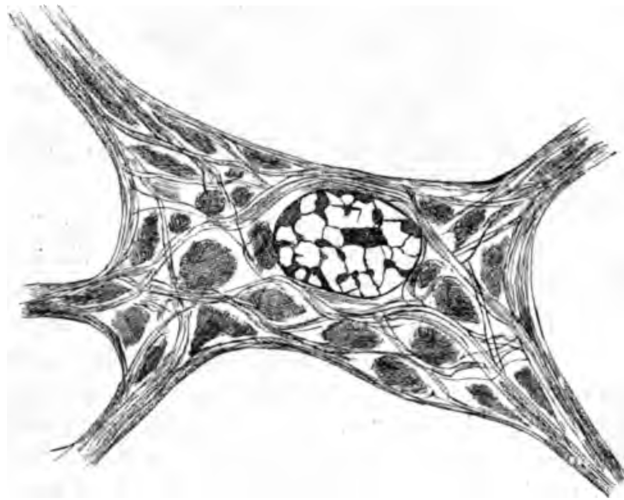


Fig. 11. Multipolare Ganglienzelle, mit Anilinfärbung, nach BETHE.

die meisten Nervenzellen schon ohne Behandlung mit eingreifenden Reagentien eine fibrilläre Structur erkennen, während überdies schollenartige Körnchenanhäufungen zwischen die Fibrillennetze gelagert sind und sich der Kern noch von einem besonderen Körnchen- und Fibrillennetz umsponnen zeigt (Fig. 10). Behandlung mit Färbemitteln lässt dann jene

[1] DEITERS, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig 1865, S. 53 f. HIS, Archiv für Anatomie. Supplementband

Körnchenanhäufungen, nach ihrem Entdecker die NISSL'schen Körper (auch Tigroidkörper, chromatophile Substanz) genannt, noch deutlicher hervortreten, da sie die Farbstoffe anziehen, während die Fibrillen und die amorphe Grundsubstanz ungefärbt bleiben (Fig. 11). Dabei zeigt sich zugleich, dass diese Schollen in einem eigenthümlichen Verhältniss zu den verschiedenen Formen der Zellenausläufer stehen, indem sie sich an den Stellen, wo die Dendriten entspringen, stärker anhäufen, während sie dort fehlen, wo der Achsenfortsatz oder Neurit hervortritt (Fig. 12 unten links). Neben den im Innern der Zellensubstanz verlaufenden Fibrillennetzen, die durch ihren Uebergang in die Fortsätze ihre nervöse Natur zu erkennen geben, finden sich endlich zuweilen noch pericelluläre Fibrillennetze, die korbartig die Außenwand der Zelle umspinnen und, da sie meist in die Dendriten hinein verfolgt werden können, wohl ebenfalls nervöse Gebilde sind (Fig. 13).

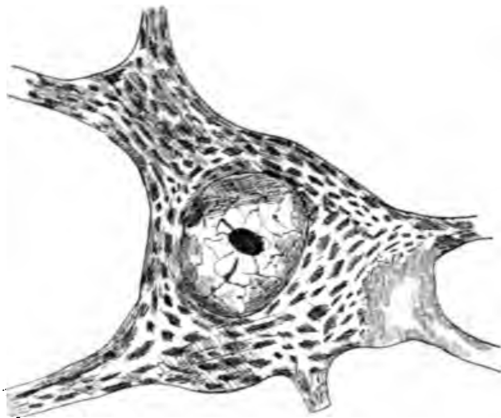


Fig. 12. Multipolare Ganglienzelle mit deutlich doppelter Ursprungsform der Fibrillen (DEITERS'scher Typus), nach NISSL. (Rechts der Nervenfortsatz.)

Nach der Anzahl der Fortsätze, die sie aussenden, pflegt man die Nervenzellen in unipolare, bipolare und multipolare zu unterscheiden. Unter ihnen sind aber die unipolaren überhaupt selten und, wo sie vorkommen, wahrscheinlich erst secundär, während des Wachsthums aus der ursprünglich bipolaren Form durch Verschmelzen der beiden Fortsätze, die sich sofort nach dem Austritt aus der Zelle wieder trennen, entstanden (vgl. unten Z_I Fig. 21). Die bipolare Form findet sich namentlich in peripher gelegenen Gebieten, z. B. in den Spinalganglien, in der Retina und in den sympathischen Ganglien. Die große Mehrzahl der Nervenzellen ist aber multipolar, wobei dann aus jeder Zelle nur ein Achsenfortsatz und unbestimmt viele Dendriten zu entspringen pflegen. Durch die abweichenden Eigenschaften nicht bloß der Fortsätze selbst, sondern auch der Theile der Zelle, mit denen sie in Verbindung stehen (Fig. 12), wird besonders in

---

1890, S. 95 ff. v. LENHOSSEK, Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl. 1895. S. 36 ff. HELD, Archiv für Anatomie. 1897. S. 204. Suppl. S. 273. BETHE, Archiv für mikroskop. Anatomie. 1900. Bd. 55, S. 513. GOLGI, Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Pavia. 1900.

diesem Fall die Vermuthung einer functionellen Bedeutung dieser Unterschiede nahe gelegt. In der That sind die Fibrillen der in die motorischen Nerven übergehenden großen Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks durchweg Achsenfortsätze, während die den höheren Theilen des Rückenmarks zustrebenden Fortsätze der nämlichen Zellen den Charakter von Dendriten besitzen. RAMON Y CAJAL hat daher die Hypothese aufgestellt, die Dendriten seien durchweg der cellulipetalen, die Neuriten der cellulifugalen Leitung bestimmt[1]. Doch kann dieses Schema schwerlich auf alle Nervenzellen angewandt werden, da in vielen Fällen ein deutlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Ausläufern einer Zelle nicht auf-



Fig. 13. Pericelluläre Nervenzellennetze, durch Silberlösung gefärbt, nach GOLGI.

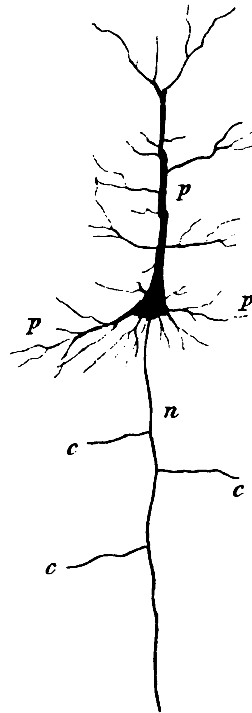


Fig. 14. Pyramidenzelle aus der Großhirnrinde, mit Silberlösung gefärbt, nach RAMON Y CAJAL. *p p* Dendriten. *n* Neurit. *c c* dessen Collaterale.

zufinden ist. Morphologisch unterscheiden sich übrigens die Dendriten, abgesehen von der abweichenden Ursprungsweise aus der Zelle, dem kürzeren Verlauf und den stärkeren Verästelungen, auch noch dadurch von den Neuriten, dass sie, wie der Name Protoplasmafortsätze dies andeutet, eine unregelmäßig knotige, den Körperausläufern der Rhizopoden (Fig. 2) nicht

[1] RAMON Y CAJAL, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les vertébrés. 1894.

unähnliche Beschaffenheit besitzen (Fig. 14). Auch hat man bei mechanischen, chemischen oder elektrischen Reizeinwirkungen an diesen Fortsätzen amöboide Bewegungen gesehen, Veränderungen, von denen allerdings zweifelhaft ist, ob sie als Lebenserscheinungen, analog der Contraction des Protoplasmas und der Muskelsubstanz, und nicht vielmehr als bloße physikalisch-chemische Wirkungen der angewandten Reizmittel zu deuten seien[1]. Nicht in allen Fällen sind übrigens die Unterschiede der beiden Arten der Zellenfortsätze gleich deutlich ausgeprägt. Namentlich

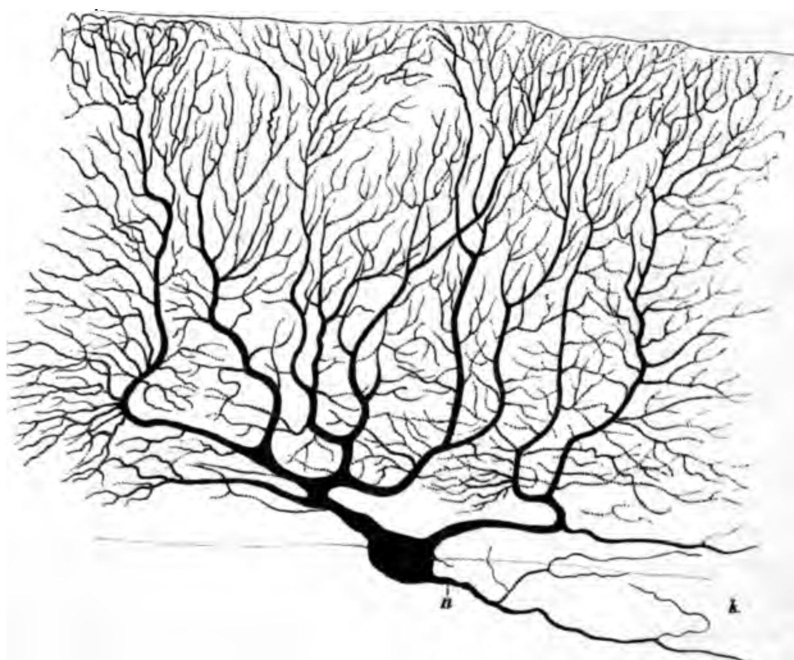


Fig. 15. PURKINJE'sche Zellen aus der Rinde des Kleinhirns, mit stark verästelten Dendriten, nach KÖLLIKER. *n* Nervenfortsatz. *k* Collateralen desselben.

können die Unterschiede der Verlaufsform zurücktreten oder ganz verschwinden, indem sich auch der Neurit nach kurzem Verlauf in eine große Zahl feiner Zweige auflöst. Daran schließt sich das mannigfache Vorkommen namentlich kleinerer Zellen, bei denen ein deutlicher Unterschied der Fortsätze überhaupt nicht zu bestehen scheint. Man pflegt die Zellen mit ausgeprägt gegensätzlicher Form der Ausläufer (Fig. 12) nach ihrem Entdecker als solche des DEITERS'schen, diejenigen mit rascher Theilung des Neuriten als solche des GOLGI'schen Typus, endlich die Zellen ohne

[1] RABL-RÜCKHARD, Neurolog. Centralblatt. 1890. S. 199. DUVAL, Soc. de Biologie, 1895. Vgl. dazu KÖLLIKER, Verh. der Würzburger phys.-med. Ges. 1895.

ausgeprägte Scheidung der Fortsätze als intermediäre oder Schaltzellen zu bezeichnen. Wie der Achsenfortsatz, so bieten endlich auch die Dendriten wechselnde Verhältnisse dar, indem sie sich entweder in einfachere nach bestimmten Richtungen orientirte Zweige spalten, wie bei den Pyramidenzellen der Großhirnrinde (Fig. 14), oder aber zahlreiche, manchmal weit sich erstreckende Verästelungen bilden, wie bei den großen sogenannten PURKINJE'schen Zellen der Kleinhirnrinde (Fig. 15).

b. Die Nervenfasern.

Indem die aus den Nervenzellen hervorgehenden Nervenfortsätze die Substrate der Nervenfasern bilden, treten zu dem ursprünglichen Neuriten bei seinem weiteren Verlauf umhüllende Gebilde, deren wechselndes Vorkommen zugleich die hauptsächlichsten Unterschiede im Bau der Nervenfasern bedingt. Der constante Bestandtheil einer Nervenfaser ist, gemäß jenem Ursprung, der dem Nervenfortsatz einer Zelle direct entstammende Achsencylinder. Er wird zunächst von der in wulstförmigen Massen sich ausscheidenden Markscheide umhüllt; in noch späterem Verlauf tritt zu dieser eine structurlose, da und dort mit Kernen besetzte Membran, die SCHWANN'sche Primitivscheide (Fig. 17). Die meisten centralen Nervenfasern besitzen eine Markscheide, aber noch keine Primitivscheide; in der grauen Substanz hört vielfach auch die Markscheide auf. Im Gebiet des sympathischen Nervensystems ist dagegen der Achsencylinder meist unmittelbar, ohne zwischengelegenes Mark, von der mit Kernen besetzten Primitivscheide umgeben (*c*). Die nämliche Beschaffenheit besitzen durchweg die Nervenfasern der Wirbellosen. Auch bleiben in den peripheren Endorganen als letzte Endzweige der Nerven oft nur noch schmale Achsenfasern übrig, die sich büschelförmig verzweigen. Unter

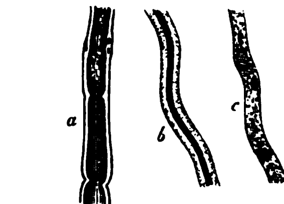


Fig. 16. Nervenfasern. *a* cerebrospinale Nervenfaser mit Primitivscheide, Markscheide und breitem Achsencylinder. *b* eine ähnliche Faser, deren Achsenfaden durch Collodium zur Gerinnung gebracht ist. *c* sympathische Nervenfaser ohne Markscheide mit feinstreifigem Inhalt und einer mit Kernen besetzten Primitivscheide (sogen. REMAK'sche Faser).

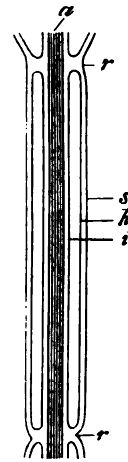


Fig. 17. Structurschema einer markhaltigen Nervenfaser. *a* Achsencylinder. *s* SCHWANN-sche Primitivscheide. *r r* RANVIER'sche Einschnürungen. *hi* Hornscheiden nach KÜHNE.

Von den genannten drei Hauptbestandtheilen zeigen die beiden inneren, die Markscheide und der Achsencylinder, eine zusammengesetzte Structur. Zunächst lehrt die Verfolgung einer Nervenfaser über größere Strecken ihres Verlaufs, dass das Mark nicht stetig den Achsenfaden überzieht, sondern dass dasselbe durch Einschnürungen der Primitivscheide, die RANVIER'schen Ringe, die sich in ziemlich regelmäßigen Abständen wiederholen, in einzelne durch Querfächer getrennte cylindrische Stücke zerfällt (Fig. 17). Innerhalb eines so durch zwei Querringe (*r*) begrenzten Faserabschnitts soll noch eine doppelte Hülle aus einer dem epithelialen Gewebe verwandten Substanz den Achsenfaden von der Markscheide trennen (*hi*)[1]. Der Achsenfaden, der ununterbrochen zwischen diesen Einschnürungen hindurchzieht, zeigt sich, wie zuerst MAX SCHULTZE beobachtete, aus zahlreichen Primitivfibrillen zusammengesetzt, die ihm an vielen Stellen, namentlich an seinen Ursprungsorten aus Nervenzellen, ein feingestreiftes Ansehen verleihen[2]. In den peripheren Endigungen der Nerven treten dann wahrscheinlich diese Primitivfibrillen in die dendritenförmigen Endzweige ein, in die sich hier vielfach die Nervenfasern auflösen. Nach allem diesem darf man annehmen, dass der Achsenfaden der für die Leitung der nervösen Processe wesentliche Bestandtheil der Nervenfaser ist, während der Markscheide wohl eher eine nutritive Function, den sonstigen Umhüllungen aber nur die Bedeutung von Schutzgebilden zukommt. Diesem Verhältniss entspricht es auch, dass bei der Entwicklung des Nervensystems die Markscheidenbildung der Entstehung der Achsenfasern erst verhältnissmäßig spät nachfolgt. Immerhin verräth sich die große Bedeutung derselben darin, dass diejenigen Nervenfasern, die sich mit einer Markhülle umgeben, erst von diesem Zeitpunkte an deutliche Symptome der Reizbarkeit sowie überhaupt der Functionsfähigkeit erkennen lassen[3].

So wichtig hiernach die Nervenfortsätze und die aus ihnen hervorgehenden Nervenfasern für die Verbindung der Nervenzellen mit den peripheren Anhangsgebilden des Nervensystems, den Sinnesorganen, Drüsen, Muskeln u. s. w. sind, so vermitteln sie doch niemals einen directen Zusammenhang verschiedener Nervenzellen; vielmehr scheint ein solcher, wo er überhaupt stattfindet, nur durch jenen Contact möglich zu sein, in den die Dendriten und Collateralen überall in der grauen Substanz mit einander treten. Diesem Verhältniss entsprechen nun auch die Beobachtungen über die peripheren Endigungen der Nervenfasern.

---

[1] EWALD und KÜHNE, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. I, S. 5. Gegen die Präexistenz dieser Hülle sprechen sich übrigens aus: TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv. Bd. 22, 1880, S. 1 ff. KÖLLIKER, Gewebelehre[6]. II. S. 13.

[2] MAX SCHULTZE, STRICKERS Gewebelehre, S. 108. 1871.

[3] Vgl. unten Cap. V, 2.

c. Periphere Nervenendigungen.

In der Peripherie der Organe bietet sich die Nervenendigung durchweg in einer doppelten Form dar. Bei der ersten spalten sich die Enden der Achsenfasern in netz- oder büschelförmige dendritenartige feinste Fibrillen, die frei zwischen andern, nicht nervösen Gewebselementen endigen. Bei der zweiten geht die Achsenfaser direct in eine inmitten der Organe oder zwischen ihnen gelegene Endzelle über, die den Charakter einer nach der Peripherie des Körpers vorgeschobenen Nervenzelle entweder ursprünglich besitzt, oder denselben nachträglich durch ein im Laufe der Entwicklung erfolgendes Hineinwachsen einer Nervenfibrille in eine Epithelzelle annimmt. Beide Formen der Nervenendigung finden sich in diesen ihren charakteristischen Unterschieden neben einander in den verschiedenen Sinnesorganen, und sie hängen hier offenbar mit wesentlichen Unterschieden in den Arten der Sinneserregung zusammen. Die erste Form tritt uns vor allem in den sensibeln Nervenendigungen der Haut entgegen: der Nervenfaden löst sich hier, sobald er in die unterste Epithelschichte der Haut eingetreten ist, in ein feines Fasernetz auf, dessen dendritenartige Zweige die einzelnen Epithelzellen umspinnen (Fig. 18 *A*). Eine der zweiten Form sich mehr oder minder annähernde Modification dieses Verhaltens besteht aber darin, dass die Fibrillen einzelner Hautnervenfasern theils in die Zellen des Oberhautgewebes, theils in oder zwischen tiefer gelegene Bindegewebszellen eindringen, wodurch dann solche an und für sich nicht nervöse Elemente in eigenthümliche Sinnesorgane (Tastzellen, Endkolben, Tastkörper u. s. w.) umgewandelt werden. Dem Typus der Tastnervenendigung entsprechen im wesentlichen auch die Verhältnisse im Gehörorgan. Die zweite Form der Nervenendigung bietet am

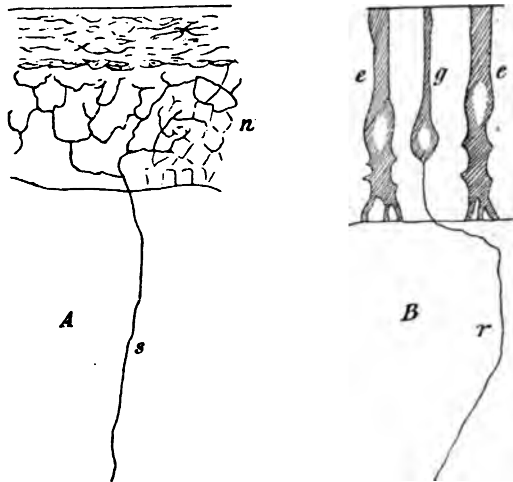


Fig. 18. Typische Formen der Sinnesnervendigung. *A* freie Endigung einer Hautnervenfaser. *s* sensible Faser. *n* Endnetz zwischen den Oberhautzellen. *B* Endigung einer Geruchsnervenfaser. *r* Riechnervenfaser. *g* Riechzelle. *e* Epithelzellen.

ausgeprägtesten das Geruchsorgan dar. Jeder Riechnervenfaden tritt nämlich in der Riechschleimhaut in eine zwischen Epithelzellen liegende Nervenzelle, die an ihrem gegenüberliegenden, der freien Sinnesfläche zugekehrten Pol in eine fadenartige Verlängerung übergeht (Fig. 18 *B*). Diesem zweiten Typus entsprechen ferner die Nervenendigungen in der Zunge und in der Netzhaut des Auges. In beiden treten die Endfibrillen mit Sinneszellen in Verbindung. Doch scheinen in diesen Fällen die Sinneszellen (die Schmeckzellen, die Zapfen und Stäbchen der Retina) nicht ursprüngliche Nervenzellen, sondern Epithelzellen zu sein, die erst durch ihre Verbindung mit Nervenfasern zu Sinneszellen geworden sind[1].

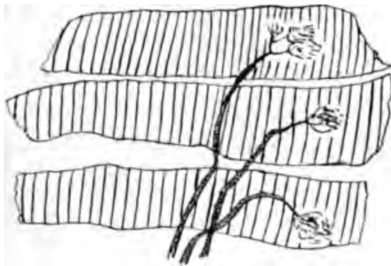


Fig. 19. Motorische Nervenendigungen in den quergestreiften Muskelfasern der Ratte, nach SZYMONOWICZ.

Die Nervenendigung in den Muskeln entspricht im wesentlichen der ersten dieser Formen. Auch hier beobachtet man zunächst mehr oder minder reichliche Spaltungen der Nervenfasern, die an die einzelnen Muskelelemente herantreten. In den Muskeln der Reptilien, Vögel und Säugethiere verzweigen sich die Endfibrillen schließlich auf einer eigenthümlichen Anschwellung, der Endplatte, die nach den meisten Beobachtern im Innern der glashellen elastischen Hülle des Muskelfadens, des Sarkolemmas, gelegen ist, nach anderen dagegen der äußeren Oberfläche desselben aufliegt (Fig. 19)[2].

d. Die Neuronentheorie.

Das Verhalten der Nervenzellen und ihrer Ausläufer sowie der Fortsetzungen der letzteren in die peripheren Anhangsgebilde des Nervensystems legt die Annahme nahe, dass vielfach die Leitung der nervösen Processe nicht, wie man dies früher annahm, durch einen continuirlichen Zusammenhang der fibrillären Elemente, sondern durch die Berührung vermittelt wird, in die Faserverzweigungen verschiedener Nervenzellen mit einander treten. Durch diese Annahme wird nun aber von selbst der Nervenzelle eine erhöhte Bedeutung beigelegt. Denn die Functionen des Nervensystems erscheinen jetzt gebunden an die Functionsbereiche der einzelnen Zellen, zu denen die von ihnen ausgehenden fibrillären Elemente als

[1] Näheres über die centralen und peripheren Endigungen der Sinnesnerven vgl. unten Cap. V und VII.

[2] KÜHNE, STRICKERS Gewebelehre, II, 1871, S. 682. SZYMONOVICZ, Lehrb. der Histologie. 1901, S. 306.

wesentliche Bestandtheile gehören. Die Nervenzelle mit ihren Fortsätzen kann man dann als die morphologische und demnach muthmaßlich auch als die functionelle Einheit betrachten, auf die schließlich der Aufbau des gesammten Nervensystems zurückführt. Als eine solche Einheit hat man sie mit dem zu ihr gehörigen Territorium fibrillärer Ausläufer und Verzweigungen nach dem Vorschlag von WALDEYER als Neuron bezeichnet. Das ganze centrale Nervensystem mit seinen in die Peripherie des Körpers sich erstreckenden Anhangsapparaten erscheint dann als ein System solcher einander theils neben- theils übergeordneter Einheiten, deren jede eine relative Selbständigkeit besitzt, indem in ihr ein continuirlicher Zusammenhang stattfindet, wogegen sie mit andern ähnlichen Elementen nur durch die fibrillären Endausbreitungen der einzelnen Neurone in Contactverbindung gesetzt ist[1]. Die Figg. 20 und 21 veranschaulichen diese Verhältnisse an zwei schematischen Neuronenketten, einer motorischen und einer sensorischen, die zugleich als die Haupttypen der hier vorkommenden Leitungssysteme gelten können. Das in Fig. 20 dargestellte hypothetische Schema der motorischen Neuronenkette besteht aus zwei Neuronen, von denen das eine (N_I) als motorische Zelle (Z_I) im Vorderhorn des Rückenmarks direct einer peripheren Muskelfaser (M) zugeordnet ist, während das zweite (N_{II}) einem höheren Centralgebiet angehört. Der von der Zelle Z_{II} ausgehende Axenfaden löst sich nach Abgabe verschiedener Collateralen in Fibrillen auf, die mit den Dendriten der Zelle Z_I in Contact treten. Aus dieser geht dann wiederum ein Axenfaden hervor, dessen fibrilläre Zerklüftung mit der motorischen Endplatte einer quergestreiften Muskelfaser in Berührung tritt. Das hypothetische Schema der sensorischen Neuronenkette Fig. 21 umfasst ebenfalls zwei Neuronen, ein peripheres N_I, das in einer bipolaren Spinalganglienzelle Z_I sein Centrum hat, und ein centrales N_{II}, das zu irgend einer in den höheren Theilen des Rückenmarks oder Gehirns liegenden Nervenzelle Z_{II} gehört. Das Neuron N_I steht einerseits durch die Endverästelung der peripher gerichteten längeren Faser mit dem Hautgebiet H (vgl. oben Fig. 18 A), anderseits durch die Dendriten des zweiten nach oben gerichteten Fortsatzes mit dem Neuron N_{II} in Contactverbindung. Natürlich sind übrigens solche zweigliedrige Neuronenketten nur als einfachste Schemata zu betrachten. Im allgemeinen wird anzunehmen sein, dass in den Nervencentren mehrfache Neuronen zu über und neben einander geordneten Ketten vereinigt sind. Wo sich Nervenzellen als sogenannte Sinneszellen bis in die

---

[1] WALDEYER, Ueber einige neuere Forschungen im Gebiet der Anatomie des Centralnervensystems. Deutsche med. Wochenschrift, 1891, Nr. 44—48. Zur Geschichte der Lehre vgl. M. VON LENHOSSEK, Der feinere Bau des Nervensystems[2]. 1895. S. 103 ff. M. VERWORN, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. 1900.

peripheren Organe vorgeschoben finden (Fig. 18 *B*), da können dann selbst hier noch möglicher Weise ähnliche Verkettungen vorkommen. In der That weisen, wie wir sehen werden, die Structurverhältnisse vielfach unmittelbar auf solche periphere Neuronverbindungen hin (vgl. unten Cap. V und Cap. VII.)

Ob die in diesen Schemen dargestellten Beziehungen der einzelnen Zellenterritorien zu einander von allgemein gültiger Bedeutung sind, ist

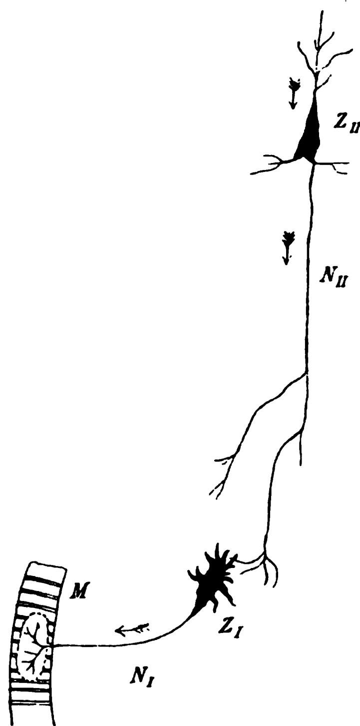


Fig. 20. Schema einer motorischen Neuronenkette, nach RAMON Y CAJAL.

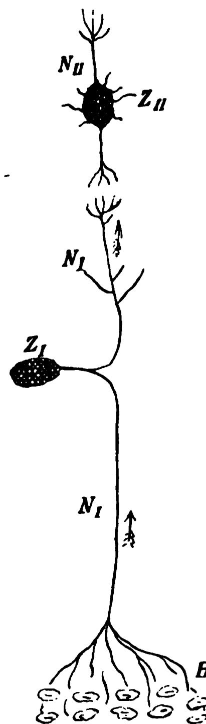


Fig. 21. Schema einer sensorischen Neuronenkette.

nun allerdings noch zweifelhaft, und die Lehre von den Neuronen hat daher zunächst nur die Bedeutung einer Hypothese, die eine größere Zahl bis jetzt vorliegender mikroskopischer Befunde glücklich zusammenfasst. Ob der Begriff des Neurons überhaupt, und ob speciell die hauptsächlich von RAMON Y CAJAL entwickelten Anschauungen über den Zusammenhang der Neuronen unter einander sich als überall haltbar erweisen werden, steht noch dahin. Auch fehlt es schon gegenwärtig nicht an entgegengesetzten Deutungen. Für das physiologische Verständniss der

Functionen sind diese anatomischen Streitfragen immerhin nicht von entscheidendem Werthe, da sich ein solches Verständniss doch vor allem auf die functionellen Erscheinungen gründen muss und diese erst nachträglich mit den morphologischen Thatsachen in Beziehung bringen kann, während es selbstverständlich unzulässig ist, umgekehrt auf rein anatomische Verhältnisse weitgehende physiologische oder gar psychologische Hypothesen aufzubauen. Unter diesem Gesichtspunkte lässt sich nun nicht verkennen, dass der Begriff der Neuronen und die mit ihm zusammenhängende Auffassung von einer relativ veränderlichen, eventuell vielleicht durch die Ausübung der Functionen selbst bestimmbaren Verbindung der centralen Elemente mehr den Erfahrungen entspricht, die uns die functionelle Beobachtung rücksichtlich der Möglichkeit der Stellvertretung und des Eintretens neuer Leitungswege für andere, ungangbar gewordene an die Hand gibt, als dies die frühere Vorstellungsweise von einem ununterbrochenen Verlauf der Faserzusammenhänge und das darauf gebaute Dogma von der isolirten Leitung vermocht haben. Denn das anatomische Bild der Neuronenverbindungen fügt sich offenbar besser als diese ältere Vorstellungsweise den Thatsachen, die neben einer gewissen Localisation der Functionen zugleich eine große Anpassungsfähigkeit an neu eintretende Bedingungen beweisen. Mehr als eine solche nachträgliche Veranschaulichung vermag freilich die Neuronentheorie nicht zu geben. Alle jene Erfahrungen über stellvertretende Functionen und neue Anpassungen würden auch ohne sie bestehen bleiben und irgendwie mit den Eigenschaften der Substrate der Functionen in Uebereinstimmung gebracht werden müssen.

Die morphologischen Unterschiede zwischen den Ausläufern der Nervenzellen, von denen die Entwicklung der Neuronentheorie ausgegangen ist, sind, nachdem DEITERS die erste hierhergehörige Entdeckung an den großen Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks gemacht, GERLACH auf die fibrilläre Structur der Zwischensubstanz zwischen den Zellen und HIS auf den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der Nervenfasern mit den Nervenzellen hingewiesen hatten, weiterhin namentlich von GOLGI, KÖLLIKER, NANSEN, W. HIS, G. RETZIUS, RAMON Y CAJAL und vielen Andern erforscht worden[1]. Während jedoch GOLGI und NANSEN in den Dendriten nur nutritive Elemente vermutheten und außerdem GOLGI die Fasern der Punktsubstanz für ein System netzförmiger anastomosirender Verzweigungen hielt, erklärten sich die übrigen Beobachter für die nervöse Natur jener Fortsätze und konnten das Vorkommen von Anastomosen in der Punktsubstanz nicht bestätigen. In functioneller Beziehung stellte GOLGI die Hypothese auf, dass die Achsenfortsätze ausschließlich in motorische Nervenfasern übergingen, aus der Punktsubstanz aber sensible

[1] Vgl. die Litteraturübersichten bei v. LENHOSSEK a. a. O. S. 36 ff., KÖLLIKER, Gewebelehre[6]. II, S. 5 ff.

Nerven ihren Ursprung nähmen. Hiernach würde, da er die Dendriten für nicht nervöser Natur hielt, ein Zusammenhang sensibler und motorischer Fasern nicht in irgendwelchen Nervenzellen, sondern nur in dem Fibrillensystem der Punktsubstanz, und zwar wahrscheinlich durch bloßen Contact der Fasern, stattfinden. Statuirt man dagegen, wie es jetzt fast allgemein geschieht, die nervöse Natur der Dendriten, so ist, wie namentlich RAMON Y CAJAL ausgeführt hat, anzunehmen, dass zwar alle centripetal leitenden Nervenfasern zunächst in der Punktsubstanz sich in Fibrillen auflösen, dann aber wieder mittelst der Protoplasmafortsätze in Nervenzellen einmünden. Zugleich sind in diesem Fall die Ausdrücke centripetal und centrifugal nicht mehr identisch mit sensitiv und motorisch, sondern sie beziehen sich jeweils nur auf die Zellen, mit denen die Fasern in Verbindung stehen. Centripetal in diesem Sinne sind Leitungswege, die bestimmten Nervenzellen Erregungen zuführen, centrifugal solche, die Erregungen von ihnen wegführen. Demgemäß werden zwar die peripheren sensiblen Nerven im allgemeinen einem centripetalen, die motorischen einem centrifugalen System angehören. Innerhalb der centralen, zwischen verschiedenen Gangliensystemen sich erstreckenden Leitungswege werden aber ebensowohl Fasern, die in Bezug auf ihren nächsten Zellenursprung centrifugal sind, möglicherweise einen sensorischen, wie andere, die in derselben Beziehung centripetal sind, einen motorischen Charakter besitzen können. Auf die aus diesem Verhalten der Zellenfortsätze sich ergebende relative Selbständigkeit der einzelnen Nervenzellengebiete hat eben vornehmlich WALDEYER hingewiesen und hierauf den Begriff des Neurons gegründet. Der Neuronentheorie haben sich dann die meisten neueren Forscher angeschlossen. Doch hat es namentlich auf Grund der vielfach constatirten Continuität des Fibrillenverlaufs innerhalb der Nervenzellen auch an Widerspruch nicht gefehlt[1], und selbst die Hypothese eines continuirlichen Verlaufs der Fibrillen durch das gesammte Nervensystem mit Einschluss der Nervenzellen, die der Entdecker der fibrillären Structur der letzteren, MAX SCHULTZE[2], schon ausgesprochen, sind auf Grund der Weiterverfolgung der nämlichen Structurbilder in neuerer Zeit wiedergekehrt[3].

Neben dem Structurschema RAMON Y CAJALS und der auf dasselbe gegründeten Neuronentheorie hat sodann namentlich die feinere Structur der Nervenzelle selbst die neuere Nervenanatomie beschäftigt. Zwei bemerkenswerthe Befunde stehen hier im Vordergrund des Interesses: die von NISSL entdeckten schollenartigen Körneranhäufungen (Fig. 10 und 11)[4] und die von zahlreichen Beobachtern verfolgte Fibrillenstructur der Nervenzellen[5]. Allerdings sind auch diese Angaben nicht unwidersprochen geblieben, insofern man

[1] NISSL, Kritische Fragen der Nervenzellenanatomie. Biol. Centralblatt, 1896, S. 98. HELD, Archiv für Anatomie, 1897, S. 204. Suppl. S. 273. BETHE, Biol. Centralblatt, 1898, Nr. 18. Diese Autoren betrachten im allgemeinen den Begriff des Neurons als einen zutreffenden Ausdruck für die früheren Stadien der Entwicklung des Nervensystems, wogegen nach ihnen später die Ausläufer der einzelnen Zellen vielfach in einander wachsen, so dass die ursprüngliche Selbständigkeit der Zellenterritorien nicht mehr bestehen bleibe.

[2] MAX SCHULTZE in STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 108 ff.

[3] APATHY, Biol. Centralblatt. 1889 und 1898 (Bd. 9 u. 18). Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. XII, 1897.

[4] NISSL, Allg. Zeitschr. für Psychiatrie, Bd. 50, 1894.

[5] FLEMMING, Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd. 46, 1895, S. 373. LENHOSSEK, ebend. S. 345. MÖNCKEBERG und BETHE, ebend. 1899. Bd. 54, S. 135.

in den Schollen und Fibrillen Niederschläge vermuthete, die erst durch die mikrochemische Behandlung oder durch postmortale Gerinnung entstünden[1]. Immerhin fällt zu Gunsten der Präexistenz dieser Gebilde ins Gewicht, dass sie auch an frischen, nicht durch färbende Reagentien veränderten Präparaten beobachtet werden (Fig. 10)[2].

An den NISSL'schen Körpern hat man außerdem merkwürdige Veränderungen in Folge der Einwirkung von Giften, z. B. von Arsenik, oder nach starker Ermüdung und andern trophischen Störungen beobachtet, indem dabei die Schollen an Zahl und Größe abnehmen, oft nur noch an einzelnen Stellen zu bemerken sind, während der Kern mehr und mehr nach der Peripherie der Zelle rückt und zuletzt ganz verschwindet. Diese Veränderungen stimmen vollkommen mit denjenigen überein, die im menschlichen Gehirn bei entzündlichen Zuständen der grauen Substanz beobachtet und als »homogene Schwellung der Zellen« bezeichnet werden (Fig. 22 *A*). Sie legen die Vermuthung nahe, dass speciell die Schollen zu der Ernährung der Zellen in nächster Beziehung stehen: vielleicht sind sie als Anhäufungen von Reservestoffen zu deuten, die bei der Function verbraucht werden. Dann würde auf sie wahrscheinlich auch der trophische Einfluss zurückzuführen sein, den die Nervenzelle auf die aus ihr entspringenden Nervenfasern ausübt, und nach dem sie ebensowohl das Ernährungs- wie das Functionscentrum derselben zu sein scheint[3]. Dieser Einfluss spricht sich darin aus, dass die Fasern eines durchschnittenen Nerven in dem mit dem Centralorgan verbunden gebliebenen Stumpf lange Zeit unverändert bleiben, wogegen sie in dem peripheren, von dem Centrum getrennten Theil des Nerven degeneriren, indem der Markinhalt der Faser zuerst in Schollen sich trennt (Fig. 23 *a*), die dann samt den

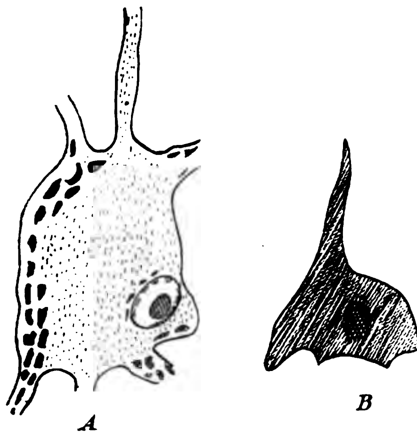


Fig. 22. Degenerirte Nervenzellen. *A* Zelle im Zustand entzündlicher Schwellung. *B* atrophisch geschrumpfte Zelle. Nach FRIEDMANN.

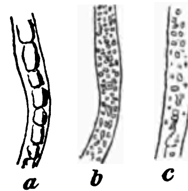


Fig. 23. Secundäre Degeneration der Nervenfaser nach ihrer Trennung vom Centrum. *a*, *b*, *c* verschiedene Stadien des Processes.

---

[1] HELD a. a. O. Auch eine wabenförmige Structur kann, wie BÜTSCHLI (Untersuchungen über mikroskopische Schäume und Protoplasma, 1892) gefunden und dann HELD bestätigt hat, an der Zelle selbst und an ihrem Nervenfortsatz hervortreten, Bildungen, die aber HELD ebenfalls für Gerinnungsproducte ansieht.

[2] JUL. ARNOLD, Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 52. 1898. S. 542.

[3] NISSL, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie. Bd. 48. 1892. MARINESCO, Archiv f. Physiol. 1899. S. 89. v. WENDT, Skandin. Arch. f. Physiol. Bd. 11. 1901. S. 372. M. FRIEDMANN, Neurolog. Centralblatt. 1891. S. 1.

Achsenfasern in Körnchen zerfallen (*b*), welche letztere mehr und mehr resorbirt werden (*c*), um schließlich ganz zu verschwinden, so dass nur die bindegewebigen Hüllen des Nerven zurückbleiben[1]. Uebrigens ist es wahrscheinlich, dass der Eintritt dieser Degeneration außerdem durch die in Folge der Trennung eintretende Aufhebung der Function befördert wird. Hierfür spricht nämlich einerseits die Thatsache, dass nach sehr langer Zeit auch der centrale Stumpf eines durchschnittenen Nerven atrophisch wird, und anderseits die Beobachtung, dass Nervenzellen, die in Folge von Nervendurchschneidungen oder Zerstörungen der zu ihnen gehörigen peripheren Gebiete außer Function gesetzt sind, allmählich schrumpfen (Fig. 22 *B*). Solche Schrumpfungen der centralen Zellen treten namentlich bei jugendlichen Thieren nach der Zerstörung der Gebiete ihrer Nervenausbreitungen verhältnissmäßig schnell ein. Sie sind aber auch beim Menschen als secundäre Atrophien der Centren beobachtet worden[2].

Gegenüber den Erscheinungen, die als Nachwirkungen gesteigerter oder aufgehobener Function an den Nervenzellen und Nervenfasern vorkommen, sind nun die Veränderungen, die an den dendritenartigen Fortsätzen der Nervenzellen nach Einwirkung von Reizen wahrgenommen und von manchen Beobachtern als unmittelbare Lebenserscheinungen gedeutet wurden, von wesentlich zweifelhafterer Natur. Sind schon diese zuerst von RABL-RÜCKHARD beschriebenen amöboiden Bewegungen der Dendriten möglicher Weise als Imbibitions- und Gerinnungsphänomene zu deuten, so sind vollends die von einigen Autoren hierauf gegründeten psychophysischen Theorien über Wachen und Schlaf, Dissociation des Bewusstseins u. dergl. offenbar psychologische Phantasiegebilde auf Grund eines äußerst spärlichen und mehr als zweifelhaften physiologischen Beobachtungsmaterials[3].

2. Chemische Bestandtheile.

Die chemischen Baustoffe, aus welchen sich die Formelemente des Nervensystems zusammensetzen, sind bis jetzt nur mangelhaft erkannt. Der größte Theil der Umhüllungs- und Stützgewebe, das Neurilemma, die Primitivscheide und theilweise die Neuroglia der Nervencentren, gehört in die Classe der leimgebenden und der elastischen Stoffe. Nur die das Mark umgebende Hornscheide soll aus einer dem Hornstoff der Epithelialgewebe verwandten Substanz bestehen, die man Neurokeratin genannt hat[4]. Die eigentliche Nervenmasse ist ein Gemenge von Körpern, von denen mehrere in ihren Löslichkeitsverhältnissen den Fetten ähnlich sind, während sie in ihrer chemischen Constitution mannigfach abweichen. Außer in der Nervensubstanz sind sie in den Blut- und Lymphkörpern,

[1] MÖNCKEBERG und BETHE, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899. S. 135.

[2] GUDDEN, Archiv für Psychiatrie, II, S. 693.

[3] DUVAL, Hypothèse sur la physiol. des centres nerveux. Compt. rend. de la société de biologie 1895. SOUKHANOFF, La théorie des neurones etc. Arch. de neurologie. 1897. QUERTON, Le sommeil hibernal et les modifications des neurones. Institut Solvay Bruxelles, 1898.

[4] W. KÜHNE und CHITTENDEN, Zeitschr. f. Biologie. N. F. VIII, 1890, S. 291.

im Eidotter, Sperma und in geringerer Menge noch in manchen Geweben gefunden worden. Der wichtigste dieser Stoffe ist das Protagon, ein sehr zusammengesetzter Körper, dem LIEBREICH die empirische Formel $C_{116}H_{241}N_4PO_{22}$ gegeben hat, eine Formel, die natürlich nur eine annähernde Vorstellung von der ungeheuren Zusammensetzung des chemischen Molecüls dieser Verbindung geben soll[1]. Als Spaltungsproducte gewinnt man aus dem Protagon das Lecithin und das Cerebrin, die wahrscheinlich auch in der Nervenmasse schon neben ihm vorkommen und mit ihm die sogenannten »Myelinsubstanzen« des Nervenmarks bilden. Das Lecithin ist, wie man annimmt, kein einzelner Körper von fester Constitution, sondern es besteht aus einer Reihe esterartiger Verbindungen, die in ihrem chemischen und physikalischen Charakter den Fetten sehr nahe stehen und die Radicale von Fettsäuren, der Phosphorsäure und des in den meisten thierischen Fetten enthaltenen Glycerins mit einander und mit einer starken Aminbase, dem Cholin, gepaart enthalten[2]. Das Lecithin zeichnet sich einerseits vermöge des hohen Kohlen- und Wasserstoffgehalts durch seinen bedeutenden Verbrennungswerth, anderseits vermöge der complexen Beschaffenheit durch seine leichte Zersetzbarkeit aus. Das Cerebrin wird, da es sich beim Kochen mit Säuren in eine Zuckerart und andere unbekannte Zersetzungsproducte spaltet, zu den stickstoffhaltigen Glycosiden gerechnet. Es ist, wie das Lecithin, wahrscheinlich kein einzelner Körper, sondern ein Gemenge aus mehreren Substanzen, die man als Cerebrin, Homocerebrin und Encephalin unterschieden hat[3]. Endlich geht Cholesterin, ein fast in allen Geweben und Flüssigkeiten vorkommender fester Alkohol von hohem Kohlenstoffgehalt, in ziemlich reichlicher Menge auch in die Zusammensetzung des Nervengewebes ein. Neben diesen Substanzen, die sich sämmtlich durch ihren hohen Verbrennungswerth auszeichnen, enthält das Nervengewebe Stoffe, die man in die Classe der Eiweißkörper rechnet, deren Constitution und

---

[1] LIEBREICH, Ann. der Chemie u. Pharmacie. Bd. 134, 1865, S. 29. Nach KESSEL und FREYTAG (Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 17, 1893, S. 431) soll das Protagon außerdem noch Schwefel in seinem Molecül enthalten. Die Anschauungen der genannten Chemiker sowie die Protagontheorie überhaupt wird lebhaft bekämpft von J. L. W. THUDICHUM (Die chemische Constitution des Gehirns des Menschen und der Thiere, 1901, S. 44 ff.). Auf diese Differenzen einzugehen, kann jedoch hier um so mehr unterbleiben, da sie für die allgemeinen Beziehungen des Chemismus der Nervensubstanz zu den physiologischen Vorgängen vorläufig ohne Bedeutung sind.

[2] Die Constitution des gewöhnlichen Lecithins ist nach DIAKONOW $C_{44}H_{90}NPO_9$ = Distearylglycerinphosphorsäure + Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd. Nach STRECKER können andere Lecithine entstehen, indem an Stelle des Radicals der Stearinsäure andere Fettsäureradicale treten. (NEUMEISTER, Lehrbuch der physiol. Chemie, 2. Aufl., 1897, S. 91 ff.)

[3] W. MÜLLER (Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 105, 1858, S. 361) hat für das Cerebrin die empirische Formel $C_{37}H_{33}NO_3$ berechnet. Über die Cerebrinreihe vgl. PARCUS, Journ. f. prakt. Chemie, 1881, S. 310, und NEUMEISTER, Physiol. Chemie[2], S. 472.

chemisches Verhalten aber noch wenig erforscht sind. Als ein charakteristischer Unterschied zwischen der grauen Substanz der Nervencentren und der weißen Markmasse ist endlich hervorzuheben, dass jene schwach sauer, diese alkalisch oder neutral reagirt. Die saure Reaction scheint, wie die der Muskeln, von freier Milchsäure herzurühren[1]. Auch will man eine Zunahme der freien Säure in Folge der Thätigkeit, analog wie beim Muskel, beobachtet haben[2]. Abgesehen von diesen Unterschieden der Reaction ist über die Vertheilung der einzelnen Stoffbestandtheile in den einzelnen Elementartheilen des Nervengewebes wenig bekannt. Sichergestellt ist nur, dass in den peripheren Nervenfasern der Achsenfaden die allgemeinen Kennzeichen der Eiweißstoffe, die Markscheide diejenigen der »Myelinsubstanzen« darbietet. Ebenso besteht in den Ganglienzellen der Kern nach seinem mikrochemischen Verhalten wahrscheinlich aus einer complexen eiweißähnlichen Substanz, während in dem Protoplasma eiweißähnliche Stoffe mit Protagon und seinen Begleitern gemengt sind. Dieselben Bestandtheile scheinen dann auch theilweise in das Intercellulargewebe einzudringen.

Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass die Nervensubstanz der Sitz einer chemischen Synthese ist, in Folge deren aus den durch das Blut zugeführten complexen Nahrungsstoffen jene noch complexeren Körper hervorgehen, die durch ihren hohen Verbrennungswerth eine bedeutende Summe disponibler Arbeit darstellen. Zunächst zeugt für diese Richtung des Nervenchemismus das Auftreten des Protagons und der Lecithine in so bedeutenden Mengen, dass eine Entstehung derselben an Ort und Stelle offenbar wahrscheinlicher ist, als eine Ablagerung aus dem Blute. Als Muttersubstanzen des Protagons und der es begleitenden Körper sind hierbei wohl die eiweißähnlichen Stoffe der Ganglienzelle und des Achsencylinders anzusehen. Dass in thierischen Elementartheilen einfachere Eiweißstoffe in zusammengesetztere übergeführt werden können, ist übrigens nicht zu bezweifeln. Abgesehen von den bereits sicher beobachteten Synthesen innerhalb des Thierkörpers[3], spricht hierfür insbesondere auch die Thatsache, dass phosphorhaltige Substanzen, welche sonst den Albuminaten in ihrer Zusammensetzung und in ihrem chemischen Verhalten ähnlich sind, unter Verhältnissen vorkommen, die eine Bildung derselben innerhalb der thierischen Zelle wahrscheinlich machen. Ein phosphorhaltiger Körper dieser Art scheint insbesondere der Hauptbestandtheil der Zellenkerne zu sein, das Nucleïn[4]. Als das wesentliche

[1] GSCHEIDLEN, PFLÜGERS Archiv für Physiologie, VIII, 1874, S. 71.
[2] MOLESCHOTT und BATTESTINI, Arch. de biologie ital. VIII, 1887, p. 90.
[3] E. BAUMANN, Die synthetischen Processe im Thierkörper. Habilitationsrede. 1878.
[4] MIESCHER in HOPPE-SEYLERS Physiologisch-chemischen Untersuchungen, 4. S. 452. LUBAVIN, ebend. S. 463.

physiologische Ergebniss der bisherigen Bemühungen, in die chemische Constitution der Bestandtheile des Nervensystems einzudringen, wird daher vorläufig nur dieses festzuhalten sein, dass der Chemismus der Nervensubstanz in ganz besonderem Maße auf die Bildung von Verbindungen gerichtet ist, in denen sich ein hoher Verbrennungs- oder Arbeitswerth anhäuft. Daneben weisen aber die Unterschiede in den Eigenschaften der grauen und der weißen Substanz, so spärlich sie sind, immerhin darauf hin, dass wir in den centralen Elementen die Hauptstätten der die Leistungen des Nervensystems vermittelnden chemischen Vorgänge zu sehen haben. Diese Ergebnisse sind im wesentlichen zugleich die einzigen Gesichtspunkte, die bis dahin die chemische Untersuchung der Nervensubstanz der physiologischen Mechanik derselben entgegenbringt.

Drittes Capitel.

Physiologische Mechanik der Nervensubstanz.

1. Allgemeine Aufgaben und Grundsätze einer Mechanik der Innervation.

a. Methoden der Innervationsmechanik.

Die in den oben geschilderten Elementen des Nervensystems, den Nervenfasern und Nervenzellen, wirksamen Vorgänge hat man auf zwei Wegen zu erkennen gesucht. Den einen dieser Wege können wir als den der inneren, den andern als den der äußeren Molecularmechanik der Nervensubstanz bezeichnen. Der erstere geht von der Untersuchung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Nervenelemente aus und sucht die Veränderungen zu ermitteln, die diese Eigenschaften in Folge der physiologischen Function erfahren, um auf solche Weise den inneren Kräften auf die Spur zu kommen, die bei den Vorgängen in den Nerven und Nervencentren wirksam sind. So verlockend es nun auch scheinen mag, diesen Weg zu verfolgen, da derselbe das eigentliche Wesen der Nervenfunctionen unmittelbar zu enthüllen verspricht, so ist derselbe doch gegenwärtig noch allzu weit von seinem Ziele entfernt, als dass wir es wagen könnten, uns ihm anzuvertrauen. Die Untersuchung der functionellen Veränderungen der centralen Elemente ist, abgesehen von den oben (S. 45) berichteten spärlichen Befunden, welche die morphologische Untersuchung bietet, noch kaum in Angriff genommen. Aber auch unser Wissen über die inneren Vorgänge in den peripheren Nerven beschränkt sich

im wesentlichen darauf, dass die Function derselben von elektrischen und chemischen Veränderungen begleitet wird, deren Bedeutung noch dunkel ist. So steht uns denn nur der zweite Weg offen, derjenige der äußeren Molecularmechanik. Sie lässt die Frage nach der speciellen Natur der Nervenkräfte völlig bei Seite, indem sie lediglich von dem Satze ausgeht, dass die Vorgänge in den Elementartheilen des Nervensystems Bewegungsvorgänge irgend welcher Art sind, deren Zusammenhang unter sich und mit den äußeren Naturkräften durch die für alle Bewegung gültigen Principien der Mechanik bestimmt wird. Sie stellt sich also auf einen ähnlichen Standpunkt wie etwa die allgemeine Theorie der Wärme in der heutigen Physik, wo man sich ebenfalls mit dem Satze begnügt, dass die Wärme eine Art der Bewegung sei, hieraus aber mit Hülfe der mechanischen Gesetze alle Erscheinungen in befriedigender Vollständigkeit ableitet. Damit der Molecularmechanik des Nervensystems das ähnliche gelinge, muss sie die Erscheinungen, welche die Basis ihrer Betrachtungen bilden, zunächst auf ihre einfachste Form bringen, indem sie die physiologische Function der nervösen Elemente erstens unter den einfachsten Bedingungen, die möglich sind, untersucht, und zweitens unter solchen, die im Experiment willkürlich beherrscht werden können. Nun bezeichnet die Physiologie jede äußere Einwirkung auf nervöse Elemente, welche die Functionen derselben irgendwie anregt oder abändert, als einen Reiz. Bei diesem Begriff muss man zunächst ganz von den eigenthümlichen Vorstellungen absehen, welche die Irritabilitätslehre HALLERs und andere Richtungen der alten vitalistischen Physiologie mit demselben verbanden. Thut man dies, so bewährt aber dieser Begriff heute noch seine Brauchbarkeit in der Physiologie des Nervensystems und seiner Hülfsorgane sowie von da aus in der Psychologie, insofern die verschiedensten äußeren Einwirkungen, die man unter ihm zusammenfasst, in erster Linie von der eigenthümlichen Beschaffenheit der lebenden Substanz selbst abhängen und darum übereinstimmende Wirkungen hervorbringen können. Im Hinblick auf die verschiedenen Ausgangspunkte der Reizeinwirkung pflegt man dann innere und äußere Reize einander gegenüberzustellen. Unter den ersteren versteht man alle diejenigen reizenden Einflüsse, die in den die Nervenelemente umgebenden Geweben und Organen ihren Sitz haben: als solche kommen namentlich rasch sich vollziehende Veränderungen in der Beschaffenheit des Blutes und der Gewebsflüssigkeiten in Betracht. Aeußere Reize nennen wir dagegen alle die physikalischen und chemischen Einwirkungen, die von der den Organismus umgebenden Außenwelt ausgehen. Gegenüber der Nervensubstanz selbst sind demnach alle Reize äußere Einwirkungen: ob z. B. ein chemischer Reiz primär in dem umspülenden Blute entsteht oder aus der Umgebung eindringt,

ist für das Wesen des Vorgangs gleichgültig. Wo es sich jedoch um die Aufgabe handelt, Reize von gegebener Stärke und Dauer auf die Nervenelemente wirken zu lassen, da können in der Regel die inneren Reize, da sie sich unserer experimentellen Beherrschung fast ganz entziehen, nicht zur Anwendung kommen. Wir benutzen also äußere Reize, am häufigsten elektrische Ströme und Stromstöße, welche sich ebensowohl durch die Leichtigkeit, mit der sie das Moleculargleichgewicht der Nervenelemente erschüttern, wie durch die große Genauigkeit, mit der sich ihre Einwirkungsweise bestimmen lässt, besonders empfehlen. Die Vorgänge in den Nervenfasern zergliedern wir dann, indem wir den der Untersuchung zugänglichsten peripheren Erfolg der Nervenreizung, die Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven, zum Maß der innern Vorgänge nehmen. Zur Erforschung der Veränderungen in den Nervenzellen benutzen wir den einfachsten einer äußeren Messung zugänglichen Vorgang, den die Reizung eines centralwärts verlaufenden Nervenfadens im Centralorgane auslöst, die Reflexzuckung. In beiden Fällen ist nun aber die Muskelzuckung kein unmittelbares Maß für die in den zugehörigen Nervenfasern und ihren centralen Ursprungsstätten ablaufenden Vorgänge oder für die Veränderungen, die in diesen Vorgängen in Folge irgend welcher Einflüsse eintreten; sondern sie ist an und für sich immer nur ein gewisses Maß für die Vorgänge in der Substanz des Muskels selbst. Demnach wird zwar im allgemeinen jede Veränderung in der Reizbarkeit der nervösen Elemente, auf die wir künstliche Reize einwirken lassen, voraussichtlich auch die Erscheinungen am Muskel verändern: bei verminderter Reizbarkeit des motorischen Nerven wird also z. B. der Muskel eine schwächere, bei gesteigerter wird er eine stärkere Zuckung ausführen. Aber es wird nicht jede Aenderung in der Zuckung auch umgekehrt auf eine Aenderung der Nervenerregbarkeit zurückschließen lassen. Da vielmehr die contractile Substanz ihre selbständige Reizbarkeit besitzt, die sie sowohl den direct auf sie einwirkenden wie den ihr von den motorischen Nerven aus zufließenden Reizen gegenüber bewährt, so können verschiedene Reizeinwirkungen auf den Nerven oder auf die mit ihm verbundenen centralen Gebilde in der Nervensubstanz selbst möglicher Weise ganz gleiche Vorgänge auslösen und dennoch am Muskel abweichende Effecte hervorbringen, weil sich die Reizbarkeit der contractilen Substanz indessen verändert hat; oder es können auch umgekehrt die Vorgänge in der Nervensubstanz abweichen, während die contractile Substanz in gleicher Weise auf dieselben reagirt. Diese Bedeutung der Muskelzuckung als eines nur indirecten Maßes für die Vorgänge der Nervenerregung wird daher stets zu beachten sein; und man wird aus den Veränderungen der Zuckungssymptome immer nur insoweit auf die nervösen Vorgänge zurückschließen

dürfen, als die sonstigen Bedingungen der Beobachtung die zureichende Constanz in den Eigenschaften des Muskels beweisen oder in hohem Grade wahrscheinlich machen. Im übrigen werden die Eigenschaften der contractilen Substanz selbst und die mit ihnen zusammenhängenden Erscheinungen des Verlaufs der Muskelcontraction hier außer Betracht bleiben können, da sie ausschließlich von physiologischem Interesse sind, während uns die Muskelzuckung überall nur insoweit angeht, als ihre etwaigen Veränderungen für die nervösen Processe, mit denen sie zusammenhängen, eine symptomatische Bedeutung besitzen[1].

Indem sich die physiologische Mechanik der Nervensubstanz die Aufgabe stellt, die Erscheinungen der Nervenreizung, soweit sie sich in den mit ihnen zusammenhängenden mechanischen Leistungen des Muskels verrathen, auf die allgemeinen Gesetze der Mechanik zurückzuführen, hat sie nun vor allem an denjenigen Hauptsatz der Mechanik anzuknüpfen, der sich vor anderen für die Interpretation des Zusammenhangs verschiedenartiger Bewegungsvorgänge nützlich erweist: an den Satz von der Erhaltung der Arbeit.

b. Princip der Erhaltung der Arbeit.

Unter Arbeit versteht man ihrem allgemeinsten Begriffe nach jede Wirkung, welche die Lage ponderabler Massen im Raume ändert. Die Größe einer Arbeit wird daher mittelst der Lageänderung gemessen, die ein Gewicht von bestimmter Größe durch dieselbe erfahren kann. Durch Licht, Wärme, Elektricität, Magnetismus können schwere Körper ihren Ort verändern. Nun sind aber jene sogenannten Naturkräfte nur Formen molecularer Bewegung. Die verschiedenen Arten von Molecularbewegung können also Arbeit vollbringen. Die Wärme des Dampfes z. B. besteht in großentheils geradlinigen, vielfach sich störenden Bewegungen der Dampftheilchen. Sobald der Dampf Arbeit vollbringt, indem er etwa den Kolben einer Maschine bewegt, verschwindet ein entsprechendes Quantum jener Bewegungen. Man drückt sich hier häufig so aus: es sei eine gewisse Menge Wärme in eine äquivalente Menge mechanischer Arbeit übergegangen. Genauer gesprochen ist aber ein Theil der unregelmäßigen Bewegungen der Dampftheilchen verbraucht worden, um eine größere ponderable Masse in Bewegung zu setzen. Es ist also nur die eine Form der Bewegung in eine andere übergegangen, und die entstandene Arbeit, gemessen durch das Product des bewegten

[1] Eine gute Zusammenstellung der wesentlichsten auf die mechanischen Eigenschaften des Muskels bezüglichen Thatsachen findet man in TIGERSTEDTS Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2, 1898, S. 128 ff., wozu besonders noch die neueren Arbeiten von ROLLETT (PFLÜGERS Archiv für Physiol. Bd. 64 und 71), SCHENCK (ebend. Bd. 62, 63, 64, 65, 67 u. 72), sowie von KAISER (Zeitschr. für Biologie, Bd. 33, 35, 36 u. 38) zu vergleichen sind.

Gewichtes in die zurückgelegte Wegstrecke, ist genau gleich einer Summe kleiner Arbeitsgrößen, welche durch die Producte der Gewichte einer Anzahl Dampftheilchen in die von ihnen zurückgelegten Weglängen gemessen werden könnten, und welche verschwunden sind, während die äußere Arbeit vollbracht wurde. Wenn wir bei der Reibung, Zusammendrückung der Körper mechanische Arbeit verschwinden und dafür Wärme auftreten sehen, so wird hierbei umgekehrt mechanische Arbeit in eine ihr entsprechende Menge von Moleculararbeit umgewandelt. Nicht in allen Fällen, wo Wärme latent wird, entsteht übrigens mechanische Arbeit im gewöhnlichen Sinne. Sehr häufig wird die Wärme nur dazu verwandt, um die Theilchen der erwärmten Körper selbst in neue Lagen überzuführen. Bekanntlich dehnen sich alle Körper, am meisten die Gase, weniger die Flüssigkeiten und festen Körper, unter dem Einfluss der Wärme aus. Auch in diesem Fall verschwindet Moleculararbeit. Aehnlich wie die letztere bei der Dampfmaschine benutzt wird, um den Kolben zu bewegen, so wird sie hier zur Distanzänderung der Molecüle verbraucht. Die so geleistete Arbeit hat man als Disgregationsarbeit bezeichnet. Auch sie wird wieder in Moleculararbeit verwandelt, wenn die Theilchen in ihre früheren Lagen zurückkehren. Allgemein also kann Moleculararbeit entweder in mechanische Leistung oder in Disgregationsarbeit, und können hinwiederum diese beiden in Moleculararbeit übergehen. Die Summe dieser drei Formen von Arbeit aber bleibt unverändert. Dies ist das Princip der Erhaltung der Arbeit oder, wie es mit einem Ausdruck, bei dem man von der mechanischen Interpretation der Naturvorgänge, an der wir hier festhalten wollen, eventuell abstrahirt, auch genannt wird, das Princip von der Erhaltung der Energie.

Aehnlich wie auf die Wärme, die verbreitetste und allgemeinste Form der Bewegung, findet dieser Satz auf andere Arten derselben seine Anwendung. Dabei wird nur das eine Glied in der Kette der drei in einander übergehenden Bewegungen, die Beschaffenheit der Moleculararbeit, geändert. So kann z. B. durch Elektricität ebenso wie durch Wärme Disgregationsarbeit und mechanische Arbeit hervorgebracht werden. Es gibt also verschiedene Arten von Moleculararbeit, es gibt aber im Grunde nur eine Disgregationsarbeit und nur eine Form der mechanischen Arbeit. Disgregation nennen wir stets die bleibenden Distanzänderungen der Molecüle, aus welcher Ursache dieselben auch eintreten mögen. Wenn wir die bloße Volumzunahme der Körper von der Aenderung des Aggregatzustandes und diese wieder von der chemischen Zersetzung, der Dissociation, unterscheiden, so handelt es sich dabei eigentlich nur um Grade der Disgregation. Ebenso besteht die mechanische Arbeit überall in der Ortsveränderung ponderabler Massen. Die verschiedenen Formen von

Molecularbewegung können aber unter Umständen auch in einander transformirt werden. So kann z. B. ein gewisses Quantum elektrischer Arbeit gleichzeitig in Wärme, Disgregation und mechanische Arbeit übergehen.

Unter den Formen der Arbeit, die wir unterschieden, benutzt man die mechanische Arbeit, von der jener allgemeine Begriff entlehnt ist, als gemeinsames Maß für alle andern, weil sie am exactesten gemessen werden kann, und weil eine Vergleichung der verschiedenen Formen von Arbeit überhaupt nur durch die Reduction der übrigen auf eine unter ihnen möglich ist. Auf jene andern wird dann dieses Maß mit Hülfe des Satzes von der Erhaltung der Arbeit angewandt, nach welchem ein gegebenes Quantum Molecular- oder Disgregationsarbeit der mechanischen Arbeit, in die sie übergeht, oder aus der sie entsteht, äquivalent ist. Bei der mechanischen Arbeit kann ein Gewicht bald der Schwere entgegen gehoben, bald durch seine eigene Schwere bewegt, bald unter Ueberwindung von Reibung gefördert werden u. s. w. Bei der Reibung geht der zur Ueberwindung derselben erforderliche Theil der mechanischen Arbeit in Wärme über. Wird dagegen ein Gewicht gehoben, so nimmt man an, dass die zur Hebung aufgewandte Arbeit in ihm angehäuft werde, da es dieselbe nachher durch das Herabfallen von der nämlichen Höhe wieder an andere Körper übertragen kann. Die Disgregation verhält sich in dieser Beziehung ähnlich wie das gehobene Gewicht: zu ihrer Erzeugung wird eine gewisse Menge Moleculararbeit, meistens in der Gestalt von Wärme, verbraucht, die wieder entstehen muss, sobald die Disgregation aufgehoben wird. Nun bleibt ein gehobenes Gewicht so lange im gehobenen Zustande, als durch irgend eine andere Arbeit, z. B. durch die Wärmebewegung ausgedehnten Dampfes, seiner Schwere das Gleichgewicht gehalten wird. Ebenso bleibt die Disgregation der Molecüle eines Körpers so lange bestehen, als durch irgend eine innere Arbeit, z. B. durch Wärmeschwingungen, ihre Wiedervereinigung gehindert wird. Zwischen dem Moment, in welchem die Hebung des Gewichtes oder die Disgregation der Molecüle vor sich ging, und demjenigen, wo durch den Fall des Gewichts oder die Vereinigung der Molecüle die dort erforderliche Arbeit wieder erzeugt wird, kann also während einer kürzeren oder längeren Zeit ein stationärer Zustand bestehen, in welchem gerade so viel innere Arbeit fortwährend verrichtet wird, als zur Erhaltung des Gleichgewichts nothwendig ist, so dass sich in dem vorhandenen Zustand, in der Lage der Körper und Molecüle, in der Temperatur, der elektrischen Vertheilung, nichts ändert. Erst in dem Moment, wo durch eine Störung dieses Gleichgewichtszustandes das Gewicht fällt oder die Molecüle sich nähern, treten auch wieder Trans-

formationen der Arbeit ein: die mechanische oder Disgregationsarbeit wird zunächst in Moleculararbeit, in der Regel in Wärme, umgewandelt, und diese kann theilweise abermals in mechanische Leistung oder in Disgregation der Molecüle übergehen, so lange, bis durch irgend welche Umstände ein stationärer Zustand wieder eintritt. Insofern nun in einem gehobenen Gewicht oder in disgregirten Molecülen eine gewisse Summe von Arbeit disponibel ist, lässt sich jedes gehobene Gewicht und jede Disgregation auch als vorräthige Arbeit betrachten. Der Arbeitsvorrath ist aber stets genau so groß, als diejenige Arbeit war, welche die Hebung oder Disgregation bewirkt hat, und als diejenige Arbeit sein wird, welche beim Fallen oder bei der Aggregation wieder zum Vorschein kommen kann. Der Satz von der Erhaltung der Arbeit lässt sich daher auch so ausdrücken: die Summe der wirklichen Arbeit und des Arbeitsvorrathes bleibt unverändert. Es ist klar, dass dies nur ein besonderer Ausdruck ist für den Satz von der Erhaltung der Summe der Arbeit, weil man unter Arbeitsvorrath nur eine durch wirkliche Arbeit herbeigeführte Gewichtshebung oder Disgregation versteht, welche durch einen stationären Spannungs- oder Bewegungszustand erhalten bleibt. Wäre es uns möglich, die kleinsten oscillirenden Bewegungen der Atome ebenso wie die Bewegungen der Körper und ihre bleibenden Lageänderungen zu beobachten, so würde auch für jene Atombewegungen der Satz gelten, dass die wirkliche Arbeit samt dem Arbeitsvorrath constant ist. Wo sich aber fortwährend die Massetheilchen durchschnittlich um die nämlichen Gleichgewichtslagen bewegen, da scheint uns die Materie ruhend. Wir nennen daher diejenige Arbeit, die in einem stationären Zustande im verborgenen gethan wird, innere Moleculararbeit, um davon jene Arbeit der Molecüle, welche entsteht, wenn der Gleichgewichtszustand der Temperatur, der elektrischen Vertheilung u. s. w. sich ändert, als äußere Moleculararbeit zu unterscheiden.

Fortwährend wechseln nun stationäre Zustände mit Veränderungen. Die Natur bietet daher ein unaufhörliches Schauspiel des Uebergangs innerer in äußere, äußerer in innere Moleculararbeit. Wir wollen hier, als unsern Zwecken nächstliegend, nur auf die Beispiele hinweisen, welche die Disgregation und ihre Umkehr darbieten. Die verschiedenen Aggregatzustände beruhen, wie man annimmt, auf verschiedenen Bewegungszuständen der Molecüle. In den Gasen fliehen sich diese und bewegen sich daher so lange geradlinig weiter, bis sie auf eine Wand oder auf andere Molecüle treffen, an denen sie zurückprallen. In den Flüssigkeiten oscilliren die Molecüle um bewegliche, in den festen Körpern um feste Gleichgewichtslagen. Um nun z. B. eine Flüssigkeit in Gas umzuwandeln, muss die Arbeit der Molecüle vergrößert werden. Dies geschieht, indem man

ihnen Wärme zuführt. So lange nur die Moleculararbeit der Flüssigkeit wächst, nimmt bloß die Temperatur derselben zu. Gestattet man aber gleichzeitig der Flüssigkeit, sich auszudehnen, so geht außerdem ein Theil der Moleculararbeit in Disgregation über. Lässt man endlich durch steigende Wärmezufuhr die Disgregation so weit gehen, dass die Flüssigkeitstheilchen aus den Sphären ihrer gegenseitigen Anziehung gerathen, so entsteht, indem die Flüssigkeit in Gas oder Dampf übergeht, plötzlich ein neuer Gleichgewichtszustand, zu dessen Herstellung eine große Menge von Moleculararbeit, d. h. Wärme verbraucht wird. Entzieht man dem Dampf wieder Wärme, vermindert man also dessen innere Arbeit, so wird umgekehrt ein Punkt erreicht, wo die mittleren Entfernungen der Molecüle so klein werden, dass sie wieder in die Sphäre ihrer wechselseitigen Anziehung kommen; bei dem Eintritt dieses ursprünglichen Gleichgewichtszustandes muss in Folge der wirksam werdenden Anziehungskräfte Moleculararbeit entstehen, d. h. Wärme frei werden, und zwar ist die im letzteren Fall entstehende Wärmemenge ebenso groß wie diejenige, welche im ersten Fall verschwunden war.

Im wesentlichen ähnlich verhält es sich mit der Lösung und Schließung chemischer Verbindungen. In jedem Körper kann man neben dem physikalischen einen chemischen Gleichgewichtszustand unterscheiden. Denn jedes Molecül im physikalischen Sinne besteht aus einer Mehrheit von chemischen Molecülen oder, wie man die nicht weiter zerlegbaren chemischen Molecüle nennt, von Atomen. Wie sich nun die Molecüle je nach dem Aggregatzustand des betreffenden Körpers in verschiedenen Bewegungszuständen befinden können, so die Atome je nach der Beschaffenheit der chemischen Verbindung. Die neuere Chemie betrachtet alle Körper als Verbindungen; in chemisch einfachen Körpern sieht sie Verbindungen gleichartiger Atome. Das Wasserstoffgas ist hiernach ebenso gut eine chemische Verbindung wie die Salzsäure: in jenem sind je zwei Atome Wasserstoff mit einander (*H. H*), in dieser ist je ein Atom Wasserstoff mit einem Chlor verbunden (*H. Cl*). Aber auch hier gilt die scheinbare Ruhe der Materie nur als ein stationärer Bewegungszustand. Die chemischen Atome einer Verbindung oscilliren, wie man annimmt, um mehr oder weniger feste Gleichgewichtslagen. Auf die Art dieser Bewegung ist zugleich der physikalische Aggregatzustand von wesentlichem Einflusse. In Gasen und Flüssigkeiten nämlich nehmen in der Regel auch die chemischen Atome einen freieren Bewegungszustand an, indem hier und da solche aus ihren Verbindungen losgerissen werden, um sich dann alsbald wieder mit andern ebenfalls frei gewordenen Atomen zu verbinden. In der gasförmigen oder flüssigen Salzsäure z. B. ist zwar die durchschnittliche Zusammensetzung aller chemischen Molecüle = *H Cl*, dies

hindert aber nicht, dass fortwährend einzelne Atome *H* und *Cl* sich vorübergehend in freiem Zustande befinden, aus dem sie stets sogleich wieder durch chemische Anziehungen in den gebundenen Zustand zurückkehren. Auf diese Weise erklärt sich befriedigend die leichtere Zersetzbarkeit, die Gase und Flüssigkeiten der Wärme, Elektricität und andern chemischen Verbindungen gegenüber darbieten [1]. In der Aggregation der chemischen Molecüle finden sich nun analoge Unterschiede, wie sie den physikalischen Aggregatzuständen zu Grunde liegen. Es gibt losere und festere chemische Verbindungen. Dort sind die Anziehungen, vermöge deren die Theilchen um gewisse Gleichgewichtslagen schwingen, schwächer, hier sind sie stärker. Diese Unterschiede der chemischen Aggregation sind natürlich von der physikalischen ganz unabhängig, da die physikalischen Molecüle immer schon chemische Aggregate sind: es können daher sehr feste Verbindungen im gasförmigen und sehr lose im festen Aggregatzustande vorkommen. Im allgemeinen gehören die Verbindungen gleichartiger Atome, also die chemisch einfachen Körper, zu den loseren Verbindungen, indem die meisten, einige Metalle abgerechnet, ziemlich leicht getrennt werden, um sich mit ungleichartigen Atomen zu verbinden. Anderseits verhalten sich wieder ähnlich die sehr zusammengesetzten Verbindungen, die leicht in einfachere zerfallen. Hierher gehören die meisten sogenannten organischen Körper. Feste chemische Verbindungen sind sonach vorzugsweise unter den einfacheren Verbindungen ungleichartiger Atome zu finden. So z. B. sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, viele Metalloxyde und unorganische Säuren schwer zerlegbar. Wie nun die verschiedenen Aggregatzustände in einander umgewandelt werden können, so können losere Verbindungen in festere übergehen und umgekehrt. Es gibt keine noch so feste Verbindung, welche nicht, wie St. Claire Deville nachgewiesen hat, durch Zufuhr bedeutender Wärmemengen Dissociation erfahren könnte. Wie bei der Umwandlung einer Flüssigkeit in Gas, so verschwindet auch hier eine gewisse Menge innerer Arbeit der Wärme, um in Dissociationsarbeit überzugehen. Ist die Dissociation geschehen, so befinden sich die Atome in einem neuen Gleichgewichtszustande. Bei der Dissociation von Wasser sind aus der festeren Verbindung H_2O die loseren $H.H$ und $O.O$ entstanden, in denen sich die Schwingungszustände der Atome in ähnlicher Weise von denjenigen der festen Verbindung H_2O unterscheiden werden, wie etwa die Schwingungszustände der Molecüle des Wasserdampfs und des Wassers: d. h. die Atome jener losen Verbindungen werden im ganzen weitere Bahnen beschreiben und deshalb mehr innere Moleculararbeit verrichten. Um ihnen diese zuzuführen ist Wärme erforderlich.

---

[1] Clausius, Abhandlungen zur mechanischen Wärmetheorie, II, S. 214. 1867.

Die so zur Dissociation aufgewandte Arbeit ist aber zugleich als vorräthige Arbeit vorhanden, weil, sobald der neue Gleichgewichtszustand der getrennten Molecüle gestört wird, sie sich verbinden können, wobei die Dissociationsarbeit wieder als Wärme zum Vorschein kommt. Zugleich sind dann die chemischen Molecüle in ihren früheren Gleichgewichtszustand übergegangen, in welchem die stationäre Arbeit, die sie bei den Bewegungen um ihre Gleichgewichtslagen verrichten, um den Betrag der beim Act der Verbindung freigewordenen inneren Arbeit vermindert ist. So gleichen demnach die bei der Verbindung und Dissociation auftretenden Erscheinungen vollkommen denjenigen, die beim Wechsel der Aggregatzustände beobachtet werden, mit dem einzigen Unterschied, dass zur Dissociation im allgemeinen viel bedeutendere Arbeitsmengen erforderlich sind, als zur Disgregation, und dass daher auch der Austausch zwischen vorräthiger und wirklicher Arbeit dort höhere Werthe erreicht.

c. Anwendung des Erhaltungsprincips auf die Lebensvorgänge und das Nervensystem.

Die lebenden Wesen nehmen durch die Regelmäßigkeit, mit der in ihnen chemische Processe vor sich gehen, an dem Wechsel vorräthiger und wirklicher, innerer und äußerer Arbeit einen bemerkenswerthen Antheil. In den Pflanzen vollzieht sich eine Dissociation fester Verbindungen. Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, die Salpetersäure und Schwefelsäure der Nitrate und Sulfate werden von ihnen aufgenommen und in losere Verbindungen, wie Holzfaser, Stärke, Zucker, Eiweißstoffe u. s. w. zerlegt, in denen sich eine große Menge vorräthiger Arbeit anhäuft, während gleichzeitig Sauerstoff ausgeschieden wird. In den Thieren werden jene von der Pflanze erzeugten Verbindungen unter Aufnahme atmosphärischen Sauerstoffs, also durch einen Verbrennungsprocess, wieder in die festeren Verbindungen umgewandelt, aus denen die Pflanze dieselben geschaffen hatte, während gleichzeitig die in den organischen Verbindungen angehäufte vorräthige Arbeit in wirkliche Arbeit, theils in Wärme theils in äußere Arbeit der contractilen Substanz, übergeht. Die Stätte, von der aus alle diese Vorgänge der Thiere beherrscht werden, ist das Nervensystem. Es hält jene Functionen im Gang, welche die Verbrennungen bewirken, es regulirt die Vertheilung und Ausstrahlung der Wärme, es bestimmt die Thätigkeit der Muskeln. Vielfach, und namentlich in dem letzteren Fall, stehen zwar die von dem Nervensystem ausgehenden Wirkungen selbst unter dem Einfluss äußerer Bewegungen, der Sinnesreize. Aber die eigentliche Quelle seiner Leistungen liegt nicht in diesen, sondern in den chemischen Verbindungen, aus denen sich Nervenmasse und contractile

Substanz zusammensetzen, und die in wenig veränderter Form der Werkstätte der Pflanze entnommen sind. In ihnen ist die vorräthige Arbeit angehäuft, die sich unter dem Einfluss äußerer Reize in wirkliche umsetzt.

Die Verbindungen, aus denen die Nervenmasse besteht, befinden sich, so lange nicht Reizungsvorgänge verändernd einwirken, annähernd in jenem stationären Zustande, der nach außen als Ruhe erscheint. Diese Ruhe ist aber nur eine scheinbare, wie in allen Fällen, wo es sich um stationäre Zustände handelt. Die Atome jener complexen Verbindungen sind in fortwährenden Bewegungen: da und dort gerathen sie aus den Wirkungssphären der Atome, mit denen sie bisher verbunden waren, hinaus und in die Wirkungssphären anderer, gleichfalls frei gewordener Atome hinein. Fortwährend wechseln also in einer solchen leicht zersetzbaren Flüssigkeit, wie sie die Nervenmasse bildet, Schließung und Lösung chemischer Verbindungen, und die Masse erscheint nur deshalb stationär, weil sich durchschnittlich ebenso viele Zersetzungen als Verbindungen vollziehen. Im vorliegenden Beispiel ist dies aber nicht einmal strenge richtig: der Zustand der Nervenelemente ist auch während ihrer Ruhe kein vollkommen constanter. Bei so complexen Verbindungen ereignet es sich stets, dass die aus ihren bisherigen Wirkungssphären losgerissenen Atome theilweise nicht in dieselben oder ähnliche Verbindungen wieder eintreten, aus denen sie ausgeschieden waren, sondern dass einige unter ihnen sich zu einfacheren und festeren Verbindungen vereinigen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Selbstzersetzung. Im lebenden Organismus werden die von der Selbstzersetzung herrührenden Störungen des Gleichgewichts ausgeglichen, indem die Zersetzungsproducte entfernt und neue Materialien für den Ersatz der Gewebsbestandtheile zugeführt werden. Wir können deshalb die ruhende Nervensubstanz als eine festflüssige Masse von stationärem Bewegungszustande ansehen. In einer solchen Masse wird keine Arbeit nach außen frei, sondern die von den einzelnen Atomen erzeugten Arbeitswerthe vernichten sich immer gegenseitig wieder. Diese Vernichtung geschicht zu einem großen Theil schon innerhalb der complexen chemischen Molecüle. Indem nämlich die Atome jedes Molecüls um ihre Gleichgewichtslagen oscilliren, verrichtet jedes eine gewisse Arbeit, die aber durch die Gegenwirkung anderer Atome wieder compensirt und so außerhalb des Molecüls nicht merkbar wird. Diese innere Moleculararbeit ist es, die bei einer losen chemischen Verbindung wegen der ausgiebigeren Bewegungen ihrer Atome viel bedeutender ist als bei einer festen. Sie ist es daher, welche vorräthige Arbeit repräsentirt, insofern bei einer Störung des seitherigen Gleichgewichtszustandes die losere in eine festere Verbindung übergehen kann, wo dann der in der ersteren enthaltene Mehrbetrag innerer zu äußerer

Moleculararbeit wird. Theilweise findet aber die Herstellung des Gleichgewichts erst außerhalb der chemischen Molecüle statt. Indem nämlich fortwährend Atome aus loseren in festere Verbindungen eintreten, muss Arbeit entstehen: indem anderseits Atome aus festeren in losere Verbindungen übergeführt werden, muss hinwiederum Arbeit verschwinden, und zwar ist es in beiden Fällen äußere Moleculararbeit, also im allgemeinen Wärme, die erzeugt und wieder verbraucht wird. Nennen wir die beim Entstehen der festeren Verbindung zum Vorschein kommende Arbeit positive Moleculararbeit, so lässt sich die bei der Eingehung der loseren Verbindung verschwindende als negative bezeichnen. Die Bedingung für das wirkliche Gleichgewicht einer zersetzbaren Flüssigkeit wie die Nervenmasse ist also die, dass die innere Moleculararbeit oder der Arbeitsvorrath unverändert bleibt, dadurch dass die Mengen positiver und negativer äußerer Moleculararbeit fortwährend sich ausgleichen, oder wie wir es auch ausdrücken können: die innere Moleculararbeit muss constant bleiben, indem alles, was von derselben in äußere Moleculararbeit übergeht, wieder durch Rückverwandlung in innere Moleculararbeit ersetzt wird. Welche Veränderungen treten nun in diesem stationären Zustande des Nerven ein, wenn sich der Vorgang der Reizung entwickelt?

2. Verlauf der Reizungsvorgänge in der Nervenfaser.

a. Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven.

Die einfachste äußere Erscheinung, welche über die Natur der Reizungsvorgänge im Nerven Aufschluss zu geben vermag, ist der Eintritt und Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven. Die Fig. 24 zeigt einen solchen Verlauf, wie er vom Wadenmuskel eines Frosches mittelst einer an ihm befestigten Hebelvorrichtung unmittelbar auf eine rasch bewegte berußte Glasplatte, die an einem schweren Pendel befestigt war, aufgezeichnet wurde.

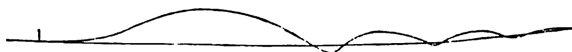


Fig. 24.

Sie ist unter der für die symptomatische Verwerthung der Muskelcontraction einfachsten Bedingung gewonnen, dass der Muskel bei möglichst schwacher, bloß durch die zeichnende Hebelvorrichtung bewirkter Belastung eine Wurfbewegung in Folge der Reizung ausführt. Unter diesen Umständen kann die verstärkende Wirkung, die nach zahlreichen Beobachtungen die Belastung des Muskels auf seine Reizbarkeit hat, einerseits als relativ klein, anderseits aber als eine bei den verschiedenen zu vergleichenden Versuchen hinreichend

gleichförmig einwirkende Bedingung angesehen werden[1]. Der verticale Strich zur Linken bezeichnet den Moment der Reizung des Nerven. Die so erhaltene Curve, deren Abscissenlinie wegen der Pendelbewegung ein Stück einer Kreislinie ist, lehrt, dass der Beginn der Zuckung merklich später eintritt als die Reizung, und dass dann die Contraction anfangs mit beschleunigter, später mit abnehmender Geschwindigkeit ansteigt, worauf in ähnlicher Weise allmählich die Wiederverlängerung erfolgt. War der Reiz momentan, so ist die ganze Zuckung meist in 0,08—0,1 Sec. vollendet; davon kommt, falls der Nerv unmittelbar über dem Muskel gereizt wurde, etwa 0,01 Sec. auf die zwischen dem Reiz und der beginnenden Zuckung verfließende Zeit, welche man das Stadium der latenten Reizung zu nennen pflegt. Diese Erfahrung macht es wahrscheinlich, dass der Bewegungsvorgang im Nerven ein relativ langsamer ist. Aber da zunächst unbestimmt bleibt, wie viel von dieser Langsamkeit der Vorgänge auf die Trägheit der Muskelsubstanz zu beziehen sei, so ist das gewonnene Ergebniss nicht von entscheidendem Werthe.

Näher tritt man der Bewegung im Nerven selbst, wenn dieser an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge gereizt wird, einmal entfernt von dem Muskel, das zweite Mal demselben möglichst nahe, und wenn der Versuch so eingerichtet ist, dass der Zeitpunkt der Reizung jedes Mal dem nämlichen Punkt jener Abscissenlinie entspricht, auf der sich die Zuckungscurve erhebt. Besitzt der Reiz in beiden Fällen die gleiche Intensität, und bleibt der Nerv in möglichst unverändertem Zustande, so zeigen beide



Fig. 25.

Curven einen doppelten Unterschied. Erstens fängt, wie HELMHOLTZ entdeckte, die dem entfernteren Reiz entsprechende Zuckungscurve später an, das Stadium ihrer latenten Reizung ist größer, und zweitens ist, wie zuerst PFLÜGER fand, die weiter oben ausgelöste Zuckung die stärkere, sie ist höher und, wie ich hinzufügen kann, von längerer Dauer. Will man also zwei gleich hohe Zuckungen hervorbringen, so muss für die vom

[1] Man bezeichnet derartige Zuckungscurven nach dem Vorgang von A. FICK als isotonische (Curven bei gleicher Spannung) und unterscheidet von ihnen solche, bei denen der Muskel durch Ueberlastung an der Ausführung größerer Contractionen verhindert wird, als isometrische (vgl. unten Fig. 26). Natürlich gibt es weder absolut isotonische noch absolut isometrische Curven, da bei der Wurfbewegung stets zugleich Spannungsänderungen auftreten, die im allgemeinen mit dem belastenden Gewicht zunehmen, ein absolut isometrischer Muskel aber überhaupt keine Curve mehr zeichnet. Man kann dann aber auch noch Curven gewinnen unter der Bedingung, dass die Spannung während der Contraction zunimmt, wenn man also den Muskel eine Feder spannen lässt (s. g. auxotonische Curven), oder dass sie während der Wurfbewegung durch Angreifen einer Last plötzlich vermehrt wird, u. dgl. Die verschiedenen Eigenschaften dieser Curven sind jedoch nur für die Mechanik des Muskels von Bedeutung.

Muskel entferntere Nervenstelle ein etwas schwächerer Reiz gewählt werden; auch dann pflegt übrigens noch die entsprechende Zuckung eine etwas längere Zeit zu beanspruchen, vorausgesetzt dass man die Untersuchung am lebenden Thier vornimmt. Die beiden Zuckungen unterscheiden sich also nun so wie es die Fig. 25 zeigt: die kleine Strecke zwischen dem Anfang der Zuckungen entspricht offenbar der Zeit, welche die Erregung braucht, um sich von der oberen zur unteren Reizungsstelle fortzupflanzen; die höher oben ausgelöste Zuckung erreicht aber, obgleich sie in diesem Fall schon durch einen schwächeren Reiz erregt wurde, noch später die Abscissenlinie, als ihrem verspäteten Eintritt entspricht. So ergibt sich denn aus diesen Versuchen erstens, dass der Bewegungsvorgang der Reizung ein relativ langsamer ist, — er berechnet sich für den Froschnerven bei gewöhnlicher Sommertemperatur durchschnittlich zu 26, für den Nerven des Warmblüters bei der normalen Eigenwärme desselben zu 32 Meter in der Secunde, — und zweitens, dass bei demselben wahrscheinlich keine einfache Uebertragung und Fortpflanzung der äußern Reizbewegung stattfindet, sondern dass in dem Nerven selbst von einem Punkte zum andern Bewegungsvorgänge ausgelöst werden. Auf letzteres scheint namentlich die ganz constante und am augenfälligsten an den undurchschnittenen Nerven lebender Thiere zu beobachtende Verlängerung der Zuckungen mit zunehmender Entfernung vom Muskel hinzuweisen[1].

Um einen tieferen Einblick in den Verlauf der Reizungserscheinungen zu gewinnen, muss man sich nun über den Zustand des Nerven in jedem Moment der auf die Reizung folgenden Zeit Aufschluss zu verschaffen suchen. Dies ist auf dem Wege einer die äußeren Nervenwirkungen verwerthenden Untersuchung möglich, wenn man in jedem Moment der Reizungsperiode das Verhalten des Nerven gegen einen andern, prüfenden Reiz von constanter Größe untersucht. Auch hier sind natürlich, ebenso wie schon bei der einfachen Muskelzuckung, die Eigenschaften der Muskelsubstanz selbst von mitbestimmendem Einflusse; aber dieser wird, ähnlich

---

[1] Vgl. meine Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren Abth. I, 1871, S. 177. Die von PFLÜGER (Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, S. 140) beobachtete Zunahme der Zuckungshöhe mit der Entfernung vom Muskel ist von vielen Physiologen nach dem Vorgange von HEIDENHAIN (Studien des physiol. Instituts zu Breslau, I, S. 1) auf die Wirkung des Querschnitts oder bei Erhaltung des Zusammenhangs mit dem Rückenmark auf das ungleichmäßige Absterben des Nerven zurückgeführt, und demnach für den lebenden Nerven eine gleiche Erregbarkeit aller Punkte seiner Länge angenommen worden. Ich habe jedoch, ebenso wie nachher TIEGEL (PFLÜGERS Archiv Bd. 13, S. 598), die größere Erregbarkeit der von dem Muskel entfernteren Strecken auch beim lebenden Thier, bei welchem der Blutlauf erhalten war, constatirt, und insbesondere fand ich, dass die von mir beobachtete Verlängerung der Zuckung mit Vergrößerung der Nervenstrecke vorzugsweise deutlich am lebenden Nerven zu finden ist, weshalb sie solchen Beobachtern, die nur an ausgeschnittenen Froschschenkeln experimentirten, entging.

wie bei den Versuchen über die Fortpflanzung der Reizung, dadurch eliminirt werden können, dass in solchen Fällen, wo die vom Muskel herrührenden Bedingungen constant bleiben, die beobachteten Veränderungen von den im Nerven ablaufenden Vorgängen herrühren müssen.

b. Erregende und hemmende Vorgänge bei der Nervenreizung.

Bei jedem Reizungsvorgange müssen sich, wie schon die Anwendung des Erhaltungsprincips auf die Vorgänge im Nerven annehmen lässt, zwei einander entgegengesetzte Wirkungen in der Nervenfaser geltend machen: solche, die auf die Erzeugung äußerer Arbeit (Muskelzuckung, Wärmeentwicklung, Secretion, Reizung von Nervenzellen) gerichtet sind, und andere, welche die frei werdende Arbeit wieder zu binden streben. Die ersteren wollen wir die erregenden, die andern die hemmenden Wirkungen nennen. Der ganze Verlauf der Reizung ist dann von den in jedem Zeitmoment wechselnden Wirkungen der Erregung und Hemmung abhängig. Um durch den Prüfungsreiz nachzuweisen, welcher dieser Vorgänge, ob Erregung, ob Hemmung, im Uebergewicht sei, kann man entweder Reizungsvorgänge untersuchen, die hinreichend schwach sind, dass sie an und für sich, ohne Einwirkung des Prüfungsreizes, keine Muskelzuckung auslösen, oder es muss, so lange die Zuckung abläuft, der Einfluss der letzteren eliminirt werden. Dies geschieht, indem man in solchen Fällen, wo es sich um den Nachweis gesteigerter Reizbarkeit handelt, den Muskel überlastet, d. h. mit einem so bedeutenden Gewichte beschwert, dass sowohl die ursprüngliche wie die durch den Prüfungsreiz für sich ausgelöste Zuckung unterdrückt wird oder höchstens noch eine minimale (eine sogenannte »isometrische«) Zuckung möglich ist. Löst dann der Prüfungsreiz während des Ablaufs der ersten Reizung trotzdem eine überminimale Zuckung aus, so deutet dies auf eine Zunahme der erregenden Wirkungen, und für die Größe der letzteren gibt die Höhe der Zuckung ein ungefähres Maß ab. Die Fig. 26 gibt ein Beispiel dieses Verfahrens.

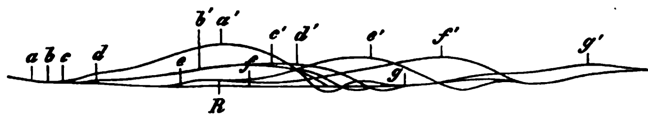


Fig. 26.

Der Reizungsvorgang, um dessen Untersuchung es sich handelt, ist durch die Schließung eines constanten Stromes in aufsteigender Richtung (wobei also die positive Elektrode dem Muskel näher, die negative von ihm ferner war) hervorgerufen worden. Diese Schließung erfolgte im Zeitmomente *a*. Der nicht überlastete Muskel hat in Folge der Reizung die Zuckung *a'*

gezeichnet. Durch die nun ausgeführte Ueberlastung wurde dieselbe auf die minimale Höhe *R* herabgedrückt. Als Prüfungsreiz, der den Zustand des Nerven in verschiedenen Momenten des Reizungsvorganges feststellen sollte, wurde ein Oeffnungsinductionsschlag gewählt, der eine kurze Strecke unterhalb der vom constanten Strom gereizten Nervenstrecke einwirkte. Die Zuckung, die derselbe, so lange der Reizungsvorgang durch den constanten Strom nicht eingeleitet wird, am überlasteten Muskel bewirkt, ist ebenfalls eine minimale. Jetzt wird eine Reihe von Versuchen ausgeführt, bei deren jedem, während der Muskel überlastet bleibt, zunächst im Moment *a* der Nerv durch Schließung des constanten Stromes gereizt und dann in einem bestimmten Zeitpunkt die Auslösung des Prüfungsreizes bewerkstelligt wird. Fällt nun der letztere mit der Schließung des constanten Stromes zusammen (*a*), so wird die minimale Zuckungshöhe nicht geändert. Tritt er später ein, so entsprechen den Reizmomenten *b*, *c*, *d* u. s. w. successiv die Zuckungen *b'*, *c'*, *d'*, *e'*, *f'*, *g'*. Der Verlauf dieser Zuckungscurven zeigt deutlich, dass in dem gereizten Nerven eine Zustandsänderung eintritt, die sich als gesteigerte Reizbarkeit verräth. Diese beginnt kurz nach der Reizung *a*, erreicht ein Maximum, das ungefähr mit dem Höhepunkt der Zuckungen *a'* und *R* zusammenfällt (*e e'*), und nimmt endlich allmählich wiederum ab, doch dauert sie, wie die letzte Prüfung *g g'* zeigt, erheblich länger an als die primäre Zuckung *a'*[1].

Wo nicht, wie in dem hier gewählten Beispiel, die erregenden, sondern die hemmenden Wirkungen überwiegen, da ist natürlich der Kunstgriff der Ueberlastung nicht anwendbar, es kann dann aber aus der Größe des vom Prüfungsreize während des Ablaufs der Zuckung hervorgebrachten Effectes leicht auf hemmende Wirkungen geschlossen werden. So lässt sich auf das Uebergewicht der Hemmungen mit Sicherheit dann schließen, wenn der Prüfungsreiz gar keinen Effect hervorbringt. Ein derartiges Beispiel zeigt die Fig. 27[2]. Der untersuchte Reizungsvorgang wird hier wieder durch die Schließung eines aufsteigenden constanten Stromes hervorgebracht, und der Prüfungsreiz ist, wie vorhin, ein unter der durchflossenen Strecke einwirkender Oeffnungsinductionsschlag. In den zwei nach einander ausgeführten Versuchen *A* und *B* wird jedesmal im Moment *a* der Strom geschlossen und im Moment *b* wirkt der Prüfungsreiz ein. Zuerst wird in jedem Versuch die Wirkung des Stromes ohne den Prüfungsreiz und dann die Wirkung des letzteren ohne die vorausgegangene Stromesschließung untersucht: so entstehen die Zuckungen *C* und *R*, die in *A* und *B* völlig übereinstimmen. Dann wird nach der bei *a* erfolgten

[1] Untersuchungen zur Mechanik der Nerven I, S. 74.
[2] Ebend. S. 72.

Schließung sogleich bei *b* der Prüfungsreiz ausgelöst. Hier stellt sich nun in den Versuchen *A* und *B* ein völlig verschiedener Effect heraus: in *A* wird bloß eine Zuckung *C* gezeichnet, ganz so als wenn der Prüfungsreiz *R* gar nicht eingewirkt hätte ($RC = 0$); in *B* fällt die Zuckungscurve in ihrem Anfang mit *C* zusammen, in einem dem Beginn der Zuckung *R* entsprechenden Moment aber erhebt sie sich über *C* so sehr, dass *RC* höher ist, als die Curven *R* und *C* zusammengenommen. Aus diesem Verhalten werden wir schließen dürfen, dass in *A* während des Verlaufs der Reizung *C* eine starke Hemmung bestand, während in *B* entweder erregende Wirkungen überwogen oder gar keine Veränderung der Reizbarkeit existirte. Die letztere Alternative lässt sich entscheiden, wenn man wieder in der vorhin angegebenen Weise durch Ueberlastung die Zuckungen *C* und *R* auf null oder eine minimale Höhe herabdrückt. Dieses Verfahren lehrt, dass in der That im Versuch *B* die erregenden Wirkungen im Uebergewicht sind. Der Unterschied in den Versuchsbedingungen von *A* und *B* besteht aber darin, dass in *A* der Prüfungsreiz sehr nahe der vom constanten Strom gereizten Strecke angebracht war, während er in *B* näher dem Muskel lag. Die Versuche zeigen also, dass bei einem und demselben Reizungsvorgange an der einen Nervenstrecke die hemmenden, an der andern die erregenden Wirkungen überwiegen können[1].

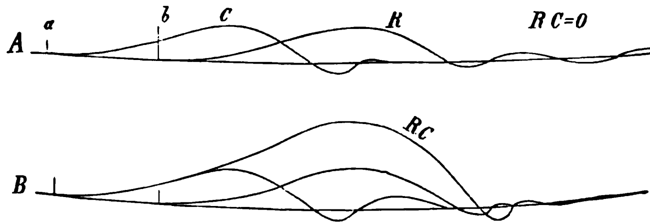


Fig. 27.

In allen diesen Fällen hängt es übrigens von der Art der Prüfung ab, welche der einander widerstrebenden Wirkungen, ob die erregende oder hemmende, deutlicher nachweisbar ist. Durchweg sind schwache Reize günstiger zur Nachweisung der Hemmung, stärkere zur Nachweisung der Erregung. Prüft man aber den nämlichen Reizungsvorgang abwechselnd mit schwachen und mit starken Reizen, so ergibt sich, dass bei den meisten Reizungen während des größten Theils ihres Verlaufs sowohl die

[1] Versuche über die Superposition zweier Zuckungen hat zuerst HELMHOLTZ ausgeführt (Monatsber. der Berliner Akad. 1854, S. 328). Er fand, im Widerspruch mit dem oben verzeichneten Resultat, dass immer nur eine einfache Addition der Zuckungen stattfinde. Das stärkere Ansteigen der Summationszuckung ist auch von KRONECKER und STANLEY HALL bestätigt worden (Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 19 f.). Ebenso stimmen die Versuche von M. VON FREY (ebend. 1888, S. 213) und J. VON KRIES (im gleichen Bande S. 537) in allen wesentlichen Punkten mit meinen Ergebnissen überein.

erregenden wie die hemmenden Wirkungen gesteigert sind: denn in derselben Reizungsperiode, in welcher der Effect schwacher Prüfungsreize ganz unterdrückt wird, kann der Effect starker Prüfungsreize vermehrt sein[1].

Um für das Verhältniss, in welchem in jedem Moment die hemmenden zu den erregenden Wirkungen stehen, ein gewisses Maß zu gewinnen, benutzt man hiernach am geeignetsten wieder »isometrische« Zuckungen, und Reize von mäßiger Stärke, die für Hemmung und Erregung ungefähr gleich empfindlich sind. Solche Versuche zeigen nun, dass der Reizungsvorgang, der sich nach Einwirkung eines momentanen Reizes, z. B. eines elektrischen Stromstoßes oder einer mechanischen Erschütterung, entwickelt, folgenden Verlauf nimmt. Im Moment des Eintritts der Reizung und kurz nach demselben reagirt der Nerv gar nicht auf den schwachen Prüfungsreiz: ob der letztere einwirkt oder nicht, der Vorgang läuft in der nämlichen Form ab[2]. Lässt man also zuerst einen Reiz *R* (Fig. 28), dann einen Reiz *C* und endlich die beiden Reize *R*, *C* gleichzeitig auf die nämliche Stelle oder auf zwei einander benachbarte Stellen des Nerven einwirken, so fällt die im dritten Fall gezeichnete Zuckung *RC* genau mit der stärkeren der beiden *R* oder *C*, in unserm Beispiel (Fig. 28 *A*) mit *R*, zusammen. Derselbe Erfolg tritt ein, wenn man zwischen den Momenten *a*, *b* der Reizung nur eine sehr kurze Zeit verfließen lässt. Sobald aber diese Zwischenzeit um ein merkliches wächst, so übertrifft die combinirte Zuckung die beiden einfachen, und noch ehe der Zeitunterschied die gewöhnliche Zeit der latenten Reizung erreicht, kann leicht *RC* die Summe der beiden Zuckungen *R* und *C* übertreffen, und dies um so mehr, je minimaler die Zuckungen sind (Fig. 28 *B*). Dieses Anwachsen der Reizbarkeit nimmt zu bis zu einem Zeitmoment, der ungefähr dem Höhepunkt der Zuckung entspricht, um dann einer Wiederabnahme Platz zu machen; doch ist noch während einer längeren Zeit nach dem Ende der Zuckung die gesteigerte Reizbarkeit nachzuweisen. Die Fig. 26 S. 63 zeigt diesen weiteren Verlauf vollständig. Demnach lässt sich der zeitliche Verlauf des Reizungsvorganges im allgemeinen in drei Stadien trennen: in das der Unerregbarkeit, der wachsenden und der wiederabnehmenden Erregbarkeit.

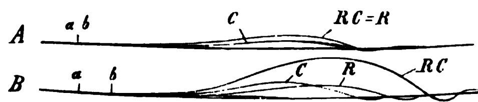


Fig. 28.

[1] Mechanik der Nerven I, S. 109 ff.
[2] Ebend. S. 63 und 100.

Häufig kommt es aber vor, dass das letztere Stadium durch eine kurze Zeitperiode unterbrochen wird, während deren plötzlich die Reizbarkeit stark abnimmt, um dann rasch abermals anzusteigen. Diese Abnahme fällt immer mit dem Ende der Zuckung zusammen, sie gibt sich wegen der Schnelligkeit, mit der sie vergeht, nur in einer vergrößerten Latenz des Prüfungsreizes zu erkennen, und sie ist regelmäßig nur bei sehr leistungsfähigen Nerven und Muskeln anzutreffen. Eine solche vorübergehende Hemmung nach Ablauf der Zuckung ist in Fig. 29 *A*

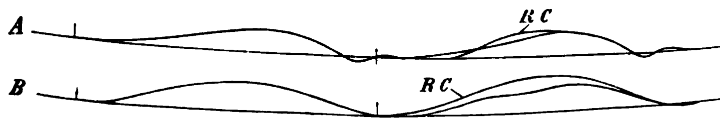


Fig. 29.

sichtbar. Die Zuckung links entspricht dem untersuchten Reizungsvorgang, rechts gehört die nicht bezeichnete Zuckung der einfachen Einwirkung des Prüfungsreizes an, *RC* ist die vom letzteren unter dem Einfluss der vorausgegangenen Reizung ausgelöste Zuckung. In *A* ist der Nerv im frischen Zustande, in *B* ist er nach der Einwirkung mehrmaliger Reize untersucht worden[1]. In dieser Erscheinung tritt die dem Ende der Zuckung folgende Periode vollständig in Parallele mit der ihr vorausgehenden der latenten Reizung. Hier ist es nun aber in beiden Fällen keineswegs ausgeschlossen, dass die im Muskel selbst liegenden Bedingungen an den Erscheinungen betheiligt sind. Denn das in den Anfang der Reizung fallende Stadium der Unerregbarkeit kann sehr wohl dadurch bedingt sein, dass die contractile Substanz eine gewisse Zeit braucht, um in die beginnende Contraction überzugehen. Das mit dem Ende der Zuckung zusammenfallende Stadium der verminderten Erregbarkeit kann aber nicht minder davon herrühren, dass Gegenwirkungen im Muskel zur Geltung kommen, die schon bei dem raschen Ablauf der Zuckung betheiligt sein mögen. Nichts desto weniger wird man diese reactive Wirkung wahrscheinlich in diesem wie in jenem Stadium als eine dem Nerven und dem Muskel gleichzeitig zukommende Erscheinung anzusehen haben. Hierfür spricht die Thatsache, dass die Dauer dieser Hemmungsstadien von der Beschaffenheit der auf den Nerven einwirkenden Reize wesentlich mitbedingt ist. Lässt man nämlich auf eine Nervenstrecke, die in der Wirkungszone der Anode eines constanten Stromes liegt, einen Reiz einwirken, so zeigt sich die Dauer jener Hemmungsstadien beträchtlich verlängert.

---

[1] Ebend. S. 86, 190, 200.

Demnach lässt sich das Verhältniss der erregenden und hemmenden Wirkungen innerhalb der Nervenfaser, mit Beiseitesetzung der dem reagirenden Muskel zukommenden Eigenschaften, folgendermaßen auffassen. Mit dem Eintritt des Reizes beginnen gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen. Davon überwiegen zunächst die letzteren bedeutend. Im weiteren Verlauf aber wachsen sie langsamer, während die erregenden schneller zunehmen. Häufig behalten diese anscheinend ihr Uebergewicht, bis der ganze Vorgang vollendet ist. Ist ein sehr leistungsfähiger Zustand vorhanden, so kommen jedoch unmittelbar nach dem Ablauf der Zuckung noch einmal vorübergehend die hemmenden Wirkungen zur Geltung. Die letztere Thatsache zeigt zugleich, dass der Vorgang kein vollkommen stetiger ist, sondern dass der rasche Effect der erregenden Wirkungen, wie er bei der Zuckung stattfindet, immer eine Reaction hemmender Wirkungen nach sich zieht. Das Freiwerden der Erregung gleicht einer plötzlichen Entladung, bei der rasch die für sie disponibeln Kräfte verbraucht werden, so dass während einer kurzen Zeit die entgegengesetzten Wirkungen zum Übergewicht gelangen. Die Fig. 30 versucht, diesen Verlauf graphisch zu versinnlichen. Bei *r r'* liegt der Moment der Reizung, die Curve *a b* stellt den Gang der erregenden, die Curve *c d* den der hemmenden Wirkungen dar, wobei im letzteren Fall die Stärke der Hemmung durch die Größe der abwärts gerichteten (negativen) Ordinaten der Curve *cd* gemessen wird. Wir nehmen an, dass schon vor der Einwirkung des Reizes erregende und hemmende Antriebe im Nerven vorhanden sind, die sich aber das Gleichgewicht halten: wir setzen sie den Ordinaten *xa* und *xc* proportional. Die Hemmungscurve ist durch rascheres Ansteigen an ihrem Anfang, die Erregungscurve durch ihr am Ende allmählicheres Sinken gekennzeichnet. Was wir Leistungsfähigkeit des Nerven nennen, ist eine gleichzeitige Function von Hemmung und Erregung. Je leistungsfähiger der Nerv ist, um so mehr sind in ihm sowohl die hemmenden wie die erregenden Kräfte gesteigert, und beim erschöpften Nerven sind beide, vorzugsweise aber die hemmenden Kräfte vermindert. Hier ist daher die Reizbarkeit größer, und die vorübergehenden Hemmungen nach Ablauf der Zuckung, die vielleicht, wie die punktirte Curve bei *m*

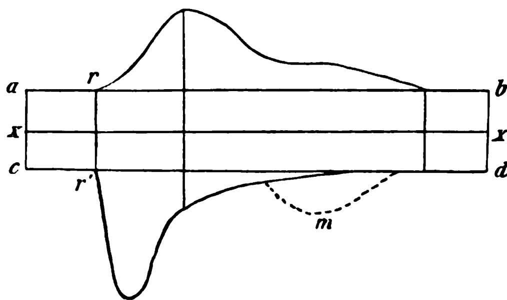


Fig. 30.

andeutet, auf eine oscillatorische Wiederholung des Hemmungsvorganges bezogen werden können, sind nicht mehr wahrzunehmen.

c. Nachwirkungen der Reizung: Uebung und Ermüdung.

Jeder Reizungsvorgang klingt, wie die Erscheinungen der Erregbarkeitsänderungen während desselben gezeigt haben, allmählich in dem Nerven ab, und er überdauert stets während einer merklichen Zeit das Ende der Zuckung. Mit dieser Erscheinung hängt nun augenscheinlich die weitere zusammen, dass, sobald man mehrere Reize in solchen Intervallen auf einander folgen lässt, dass jeder kommende in die Periode des Abklingens der Erregung fällt, die Reizbarkeit zunimmt und unter günstigen Umständen selbst so weit wachsen kann, dass ein schwacher Reiz, der anfänglich gar keine Zuckung herbeiführte, schließlich eine maximale Zuckung auslöst. Dabei nehmen zugleich die Zuckungen an Dauer zu, und es verräth sich auch an der längeren Nachwirkung, dass der Verlauf der Erregung mit der eintretenden Steigerung ein länger dauernder geworden ist. Diese Erscheinungen treten sowohl bei der Reizung durch elektrische Stromstöße wie bei der durch instantane mechanische Einwirkungen auf: sie sind also an den Reizungsvorgang als solchen gebunden, wenn sie auch bei den elektrischen Reizen durch die unten zu besprechenden Vorgänge, die sich an den beiden Elektroden entwickeln, Modificationen im Sinne dieser an Anode und Kathode wesentlich verschiedenen Vorgänge erfahren[1]. Lässt man die Reize rascher auf einander folgen, so dass die durch den nächsten erregte Zuckung beginnt, ehe noch die durch den vorangegangenen ausgelöste ganz abgelaufen ist, so entsteht dagegen die unter dem Namen des Tetanus bekannte Dauercontraction, die im wesentlichen aus einer Summation der einander superponirten Zuckungen besteht[2]. Abgesehen von dieser uns hier nicht näher interessirenden Summation der Zuckungen, bei deren Entstehung die Eigenschaften der contractilen Substanz eine wichtige mitwirkende Rolle spielen, verrathen sich nun jene Erscheinungen der Steigerung der Erregbarkeit durch vorangegangene Reize der Hauptsache nach als solche, die der Nervensubstanz zukommen, und an deren Entstehung der Muskel wahrscheinlich nur insofern theilnimmt, als er in den allgemeinsten Eigenschaften seiner Reizbarkeit jener gleicht. Dies geht vor allem daraus hervor, dass diese Erregbarkeitszunahme durch die Reizung vom Eintritt der Zuckung unabhängig ist. Wählt man den Reiz so schwach, dass er gar keine

[1] WUNDT, Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1859, S. 537, u. 1861, S. 781. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, I, S. 177 ff.

[2] HELMHOLTZ, Monatsberichte der Berliner Akademie, 1854, S. 328. Genauer erörtert sind diese Summationsphänomene mit Rücksicht auf die Zeitverhältnisse der Reizcomponenten von J. VON KRIES, DU BOIS-REYMOND's Archiv für Physiologie, 1888, S. 538.

Zuckung auslöst, oder überlastet man den Muskel so, dass er an der Zuckung verhindert wird, so wird die Erregbarkeitszunahme ganz übereinstimmend, ja wegen des Wegfalls der unten zu erörternden Ermüdungserscheinungen im allgemeinen noch deutlicher beobachtet, als wenn man den Muskel sich zusammenziehen lässt. Ihrem ganzen Charakter nach wird man hiernach diese Erregbarkeitszunahme als das Elementarphänomen des Vorgangs der Uebung bezeichnen dürfen. Denn jede an die Function nervöser Organe gebundene Uebung besteht eben darin, dass bestimmte Erregungsvorgänge erleichtert werden, ein Erfolg, der am unmittelbarsten durch eine Steigerung der Erregbarkeit innerhalb der in Anspruch genommenen Nervenbahnen eintreten kann. Dabei muss man jedoch die Uebungsphänomene auf den Begriff der directen Uebung beschränken, also von allen den durchweg erst nach längerer Zeit sich einstellenden Wirkungen abstrahiren, welche die Uebung auch in andern Geweben, wie Muskeln, Gelenken, Sehnen, Knochen herbeiführen kann, und die in ihrer allmählichen Summation allerdings einen sehr wichtigen Bestandtheil dessen bilden, was man in dem gewöhnlichen Begriff der Uebung zusammenfasst.

Lässt man den Muskel die Contractionen ausführen, zu denen ihn die vom Nerven zugeführten Reize anregen, so tritt nun aber stets nach einiger Zeit ein anderes Phänomen auf, welches das oben geschilderte elementare Uebungsphänomen compensirt und mehr und mehr ein demselben entgegengesetztes Bild vorführt: die Ermüdung. Beide Vorgänge, Uebung und Ermüdung, kann man daher in ihrer einfachsten typischen Aufeinanderfolge beobachten, wenn man einen Muskel an einem mäßigen Gewichte, das er zu heben hat, arbeiten lässt, indem ihm in den geeigneten, zwischen den einzelnen Zuckungen eine kurze Frist lassenden Intervallen die Reize zugeführt werden. Hier tritt zunächst in einer anfänglich rasch, dann langsam zunehmenden Steigerung der Leistungen der Uebungsverlauf hervor. Von einem gewissen Punkte an bleibt dann anfänglich die Hubhöhe gleich, während die Zuckungsdauer schon beträchtlich zunimmt. Darauf nimmt aber auch die Hubhöhe ab, und die Zuckung wird immer gedehnter, bis schließlich ein einzelner Reizstoß eine schwache aber sehr lang dauernde Contraction auslöst, ähnlich derjenigen, die man auch beim frischen Muskel durch die directe Einwirkung eines constanten galvanischen Stromes auf die Muskelsubstanz und am ausgeprägtesten bei der Durchströmung eines mittelst Curarevergiftung seiner Nervenerregbarkeit verlustig gegangenen Muskels hervorrufen kann[1]. Schon der Charakter dieser Erscheinungen macht es wahrscheinlich, dass die Muskel-

[1] WUNDT, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859, S. 549.

substanz selbst, nicht der Nerv der hauptsächlichste Sitz derselben ist. In der That wird dies durch verschiedene Beobachtungen erwiesen, welche in dieser Beziehung einen vollen Gegensatz der Ermüdungsphänomene zu den oben geschilderten elementaren Uebungsphänomenen ergeben. Wie man diese letzteren auch dann, und dann am vollkommensten hervorrufen kann, wenn der Muskel gar nicht in Action tritt, so unterbleiben umgekehrt die Ermüdungserscheinungen, sobald man irgendwie während der Einwirkung der Reize auf den Nerven die Zusammenziehung des Muskels unmöglich macht. So ermüdet z. B. die wiederholte Reizung nicht, wenn der Muskel durch Ueberlastung an der Contraction gehindert wird. Lässt man in diesem Fall vor und nach eintretender Ueberlastung einen Prüfungsreiz auf den Nerven einwirken, so ist der Zuckungserfolg derselbe. Ebenso ermüden die Reize den Nerven nicht, wenn man durch Gifte, wie Curare, Atropin, welche die Endapparate motorischer Nerven im Muskel außer Thätigkeit setzen, die Nervenstämme aber intact lassen, Thiere eine Zeit lang des Gebrauchs ihrer Muskeln beraubt und während dieser Zeit Reize auf einen Nerven einwirken lässt[1].

Hieraus ergibt sich, dass die Elementarphänomene der Uebung und der Ermüdung wesentlich verschiedenen Ursprungs sind. Die primäre Anlage zu den Vorgängen der Uebung ist in der Nervensubstanz gegeben, welche in hohem Grade die Eigenschaft hat, durch Reize derart verändert zu werden, dass sich die Wirksamkeit kommender Reize zunehmend steigert. Alle directe Uebung führt auf dieses Elementarphänomen zurück, an welchem der Muskel wahrscheinlich nur insofern theilnimmt, als er Nerven enthält, oder als die contractile Substanz selbst gewisse Fundamentaleigenschaften mit der Nervensubstanz gemein hat. Bezeichnen wir als indirecte Uebungserfolge alle diejenigen, die erst durch die wirkliche und namentlich die wiederholte Ausübung der Functionen zu stande kommen, so ist dann allerdings an diesen der Muskel insofern in hervorragendem Maße betheiligt, als die gesteigerte Blutzufuhr, die oft wiederholte Contractionen im Gefolge haben, eine vollkommenere Ernährung und damit auch eine höhere Functionsfähigkeit bewirken. Solche indirecte Uebungserfolge sind aber principiell von den an Sehnen, Gelenken, Knochen durch die oft ausgeführte Bewegung eintretenden Veränderungen, der vollkommeneren Dehnbarkeit der Sehnen, der Abschleifung der Gelenkflächen u. s. w., nicht verschieden, und sie besitzen einen von jenen primären Erscheinungen wesentlich abweichenden Charakter, da sie erst unter Vermittelung der Aenderungen der Blutzufuhr entstehen. Wie die Uebungserscheinungen im Nerven, so haben nun die Ermüdungserscheinungen,

[1] BOWDITCH, Journal of Physiology, VI, 1887, p. 133. Archiv für Physiologie, 1890. S. 505.

die uns bei der Ausführung mechanischer Leistungen entgegentreten, fast ausschließlich im Muskel ihren Sitz; und das gleiche wird man wohl der Analogie gemäß auch in Bezug auf die andern Anhangsorgane des Nervensystems, wie Sinnesorgane und Drüsen, voraussetzen dürfen. Die Nervensubstanz selbst scheint dagegen in hohem Grad unermüdbar zu sein. Diese Eigenschaft kann aber nur darauf beruhen, dass in ihr Regulirungseinrichtungen von hoher Vollkommenheit wirksam sind, welche die Erschöpfung verhindern. Man darf wohl gerade in den schon im Verlauf des einzelnen Erregungsvorganges sich kundgebenden Wechselbeziehungen zwischen erregenden und hemmenden Kräften die Grundlagen einer solchen die lange Dauer der Functionen und den Widerstand gegen Störungen jeder Art verbürgenden Eigenschaft vermuthen. Natürlich kann jedoch dieser Eigenschaft nur eine begrenzte Geltung zukommen, und manche Erscheinungen weisen darauf hin, dass die einmal eintretende Erschöpfung der Nervensubstanz um so länger dauernde und schwerer zu beseitigende Wirkungen im Gefolge hat, so dass dem gegenüber die relativ leichte Ermüdbarkeit der peripheren Organe als eine Art Schutzeinrichtung erscheint, die den zerstörenden Verbrauch der Nervenkräfte hindert, indem sie, noch ehe er eintritt, die Functionsfähigkeit der äußeren Werkzeuge der Nerventhätigkeit aufhebt.

d. Reizung des Nerven durch den galvanischen Strom.

Einer besondern Erwähnung bedarf noch die Reizung des Nerven durch den constanten galvanischen Strom, weil die Erscheinungen, die diese Reizung begleiten, in mancher Beziehung das Bild, das wir nach dem allgemeinen Verlauf der Reizungserscheinungen von den Nervenvorgängen gewinnen, vervollständigen.

Der galvanische Strom wirkt im allgemeinen sowohl bei seiner Schließung wie bei seiner Oeffnung erregend auf den Nerven; in beiden Fällen ist aber der Reizungsvorgang im Bereich der Anode ein wesentlich anderer als im Bereich der Kathode. In der Nähe der letzteren sind bei Strömen von nicht allzu bedeutender Stärke die der Schließung zunächst folgenden Vorgänge von derselben Beschaffenheit, wie sie nach momentanen Reizen in der ganzen Länge des Nerven gefunden werden; der einzige Unterschied besteht darin, dass die erregenden und hemmenden Wirkungen in ermäßigtem Grade fortdauern, so lange der Strom geschlossen ist, indem zugleich fortwährend die Erregung im Uebergewichte bleibt. Anders verhält es sich in der Nähe der Anode: hier sind hemmende Kräfte von bedeutender Stärke wirksam, die mit der Stromintensität weit rascher zunehmen als die erregenden Wirkungen, so dass bei etwas stärkeren Strömen, falls die Anode gegen den Muskel hin liegt, die an ihr stattfindende

Hemmung die Fortpflanzung der an der Kathode beginnenden Erregung zum Muskel hindert. In Folge davon nimmt mit der Verstärkung des aufsteigend gerichteten Stromes die Schließungszuckung sehr bald wieder ab und verschwindet endlich ganz. Die anodische Hemmung beginnt an der Anode im Moment der Schließung, sie breitet sich dann langsam und allmählich abnehmend in weitere Entfernung aus. Je nach der Stromstärke durchläuft sie nämlich nur zwischen 80 und 500 mm in der Sec., bleibt also weit hinter dem mit einer Schnelligkeit von 26—32 m forteilenden Erregungsvorgang zurück. Mit der Stärke des Stromes nimmt übrigens die Geschwindigkeit der Hemmung bedeutend zu, und sie überschreitet endlich auch den Bereich der Kathode. Bei der Oeffnung des Stromes verschwinden die während der Schließung vorhandenen Unterschiede mehr oder weniger rasch, und zugleich kommen jetzt an der Kathode vorübergehend hemmende Wirkungen zum Uebergewichte: in diesem Ausgleichungsvorgange besteht die Oeffnungsreizung. Sie geht vorzugsweise von der Gegend der Anode aus, wo die während der Schließung bestandene Hemmung in Erregung umschlägt, eine Schwankung, die um so rascher geschieht, je stärker der Strom war. Die Eigenthümlichkeit der vom constanten Strom ausgelösten Reizungsvorgänge lässt sich hiernach im allgemeinen dahin feststellen, dass die erregenden und hemmenden Wirkungen, die bei andern Reizungen gleichmäßig über den Nerven verbreitet sind, hier nach der Lage der Elektroden sich scheiden, indem bei der Schließung in der Gegend der Kathode die erregenden, in der Gegend der Anode die hemmenden Kräfte überwiegen, bei der Oeffnung aber eine Ausgleichung stattfindet, die vorübergehend die entgegengesetzte Kräftevertheilung herbeiführt[1].

Unter den Begleiterscheinungen der nervösen Reizungsvorgänge sind es neben der Muskelarbeit bis jetzt nur die thermischen und die elektrischen Veränderungen, die eine Ergänzung und in gewissem Maße vielleicht eine Controle der auf die Reizbarkeitserscheinungen gegründeten Schlussfolgerungen gestatten. Doch ist die Ausbeute an Ergebnissen, wie oben (S. 49) schon angedeutet, hier eine äußerst spärliche. Thermische Veränderungen hat man am Nerven selbst im Gefolge der Erregung nicht nachweisen können, was natürlich nur beweist, dass sie zu gering sind, um unsern Prüfungsmitteln zugänglich zu sein. Dagegen wird bei der Arbeitsleistung des M u s k e l s regelmäßig Wärme frei, während sich zugleich das Verhältniss zwischen Wärmeentwicklung und geleisteter mechanischer Arbeit dem Energieprincip entsprechend derart verändert, dass mit der Zunahme der mechanischen Energie der relative Betrag der Wärmebildung abnimmt. Dies stellt sich deutlich heraus, wenn man einen Muskel maximale Zuckungen von gleicher Höhe ausführen und dabei verschiedene Gewichte heben lässt, wobei nun mit der Zunahme

[1] PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. 1859. WUNDT, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven etc. I, S. 223 ff.

des Gewichts die Wärmebildung sinkt[1]. Im Unterschiede von diesen Verhältnissen der thermischen Erscheinungen sind elektrische Veränderungen, die den Reizungsvorgang begleiten, in übereinstimmendem Sinne am Nerven wie am Muskel nachzuweisen. Sie bestehen bei beiden darin, dass die erregte Stelle jedesmal negativ elektrisch wird gegenüber irgend einer andern ruhenden Stelle. In eine nähere Beziehung zu den Reizungsvorgängen lassen sich aber diese Veränderungen bis jetzt nicht bringen. Augenscheinlich fehlt uns noch die Kenntniss der chemischen Bedingungen, die ihnen zu Grunde liegen. Nur in Bezug auf seinen zeitlichen Verlauf lässt jener »Actionsstrom« eine bestimmte Beziehung erkennen, indem die Geschwindigkeit seiner Fortpflanzung in der Nervenfaser mit der Fortpflanzungszeit des Reizungsvorganges selbst übereinstimmt. Diese Uebereinstimmung erstreckt sich auch auf die Fortbewegung der oben geschilderten, durch den constanten Strom hervorgebrachten Hemmungsvorgänge, indem sich für die an der Anode eintretenden Aenderungen ebenfalls eine viel langsamere Fortpflanzung ergibt als für diejenigen an der Kathode. Während die letzteren mit derselben Geschwindigkeit von etwa 32 Meter in der Sec. fortschreiten wie die Reizwelle, fand BERNSTEIN für die Bewegung der anodischen Hemmungswelle eine bloße Fortpflanzungszeit von 8—9 Meter in der Sec.[2].

3. Theorie der Nervenerregung.

Als der nach unseren allgemeinen Vorstellungen über die Mechanik complexer chemischer Vorgänge vorauszusetzende Molecularzustand der Nervensubstanz wurde oben ein solcher bezeichnet, bei welchem fortwährend positive und negative Moleculararbeit gleichzeitig geleistet werden. Die positive Moleculararbeit wird sich, falls sie überwiegt, entweder als frei werdende Wärme oder als äußere Arbeit, als Muskelzuckung, zu erkennen geben; die negative Moleculararbeit wird ein Verschwinden solcher Arbeitsleistungen, Latentwerden von Wärme, Hemmung einer ablaufenden Muskelreizung, bedingen. Das Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Moleculararbeit führt den stationären Zustand des Nerven mit sich, wo weder die Temperatur desselben geändert noch eine äußere Arbeit geleistet wird. Wenn wir unter dem Einfluss eines äußeren Reizes einen Vorgang entstehen sehen, der entweder eine Muskelzuckung hervorruft oder sich auch nur dem prüfenden Reize gegenüber als gesteigerte Reizbarkeit kundgibt, so bedeutet dies demnach eine Zunahme der positiven Moleculararbeit. Wenn umgekehrt eine ablaufende Muskelzuckung gehemmt wird oder die Reaction gegen einen Prüfungsreiz abnimmt, so bedeutet dies, dass die negative Moleculararbeit größer geworden ist. Da nun je nach Umständen die eine oder die andere dieser Wirkungen eintreten bez. überwiegen kann, so kommen wir zu dem allgemeinen Satze: durch den

[1] A. FICK, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. 1882.
[2] BERNSTEIN, Monatsber. der Berliner Akademie. 1880. S. 186.

Anstoß des Reizes wird sowohl die positive wie die negative Moleculararbeit des Nerven vergrößert. Nach den früher geführten Erörterungen werden wir uns also vorstellen, dass der Reizanstoß ebenso die Vereinigung der Atome complexer chemischer Molecüle zu festeren Verbindungen wie den Wiederaustritt aus diesen und die Rückkehr in losere und zusammengesetztere Verbindungen beschleunigt. Auf der Restitution dieser complexen Molecüle beruht die Erholung des Nerven, aus der Verbrennung zu festeren und schwerer zersetzbaren Verbindungen geht seine Arbeitsleistung hervor, auf ihr beruht aber auch seine Erschöpfung. Aeußere Arbeit, Muskelzuckung oder Erregung von Nervenzellen, kann der Reiz nur dadurch herbeiführen, dass er die positive Moleculararbeit stets in bedeutenderem Grade als die negative beschleunigt. Aus der ersteren wird dann jene Arbeit der Erregung hervorgehen, die an bestimmte Organe übertragen noch weiter in andere Formen von Arbeit transformirt werden kann. Zugleich müssen sich positive und negative Moleculararbeit in der durch das Verhältniss der erregenden und hemmenden Wirkungen bestimmten Folge über die Zeit vertheilen. Zunächst folgt also, dem Stadium der Unerregbarkeit entsprechend, eine Anhäufung vorräthiger Arbeit, indem der Reizanstoß zahlreiche Molecüle aus ihren bisherigen Verbindungen löst. Hierauf beginnt eine Verbrennung, welche von den losgerissenen Theilchen ausgeht und dann die leicht verbrennlichen Bestandtheile der Nervenmasse überhaupt ergreift, wobei sich also eine große Menge vorräthiger in wirkliche Arbeit umwandelt. Geschieht diese Verbrennung sehr schnell, so überwiegt nachher wieder während einer kurzen Zeit die negative Moleculararbeit, die Restitution complexer Molecüle (vorübergehende Hemmungen). Im allgemeinen aber bleibt nach dem Ablauf der Zuckung ein erst allmählich verschwindender Ueberschuss positiver Moleculararbeit zurück, der sich in der verstärkten Wirkung eines hinzutretenden zweiten Reizes kundgibt. Die nämlichen Curven, durch die wir uns die Beziehungen von Erregung und Hemmung versinnlichten, gelten daher auch für das Verhältniss der positiven zur negativen Moleculararbeit (Fig. 30, S. 68). Das Gleichgewicht zwischen beiden während des Ruhezustandes wird durch die Gleichheit der Anfangs- und Endordinaten xa, xc und xb, xd angedeutet. Im allgemeinen ist aber der innere Zustand des Nerven, nachdem der Reizungsvorgang abgelaufen ist, voraussichtlich nicht mehr genau derselbe wie vorher, sondern es wird im ganzen mehr an positiver Arbeit ausgegeben, als an negativer, an Arbeitsvorrath gewonnen worden sein. Doch zeigt die Thatsache der relativen Unermüdbarkeit des Nerven, dass dieser Unterschied nur ein sehr kleiner ist, so dass sich zum größten Theil, bei leistungsfähigen Nerven wahrscheinlich vollständig, schon während

des Ablaufs der Zuckung das Gleichgewicht der Kräfte wieder herstellt. Die so bestehende Tendenz zur Erhaltung des Gleichgewichts zwischen positiver und negativer Moleculararbeit, Ausgabe von Arbeitswerthen und Anhäufung vorräthiger Arbeit, scheint eine specifische, auf ihrer chemischen Constitution beruhende Eigenschaft der Nervensubstanz zu sein, durch die sie sich von allen andern Geweben unterscheidet. In der die Molecularvorgänge der Reizung darstellenden Fig. 30 haben diese Verhältnisse darin ihren symbolischen Ausdruck gefunden, dass die obere und die untere Curve jede einen annähernd gleich großen Flächeninhalt umgrenzt, womit angedeutet ist, dass der Reizungsvorgang im wesentlichen nicht in einer dauernden Störung des Gleichgewichts zwischen positiver und negativer Moleculararbeit, sondern nur in einer verschiedenen zeitlichen Vertheilung derselben während des Ablaufs der Reizung besteht, wobei dann die von Moment zu Moment zu verfolgenden Reizbarkeitsänderungen unmittelbar auf die Art dieser veränderten Vertheilung hinweisen.

Von der ganzen Summe positiver Moleculararbeit, welche durch den Reiz im Nerven frei wird, wandelt sich nun aber immer nur ein Theil in erregende Wirkungen um oder geht, wie wir uns ausdrücken können, in Erregungsarbeit über; ein anderer Theil mag zu Wärme, ein dritter wieder zu vorräthiger (negativer) Arbeit werden. Die Erregungsarbeit ihrerseits wird nur zum Theil zur Auslösung äußerer Reizeffecte, Muskelzuckung oder Reizung von Nervenzellen, verwendet, da während der Zuckung und nach derselben immer noch gesteigerte Reizbarkeit besteht. Ein neu hinzutretender Reiz findet daher immer noch einen Ueberschuss von Erregungsarbeit vor. Erfolgt kein neuer Reizanstoß, so geht jener Ueberschuss höchst wahrscheinlich in Wärme über. Nachdem zunächst an der gereizten Stelle die Erregungsarbeit entstanden ist, wirkt sie auf die benachbarten Theile, wo sich nun ebenfalls die vorhandene Moleculararbeit theilweise in Erregungsarbeit umsetzt u. s. f. Nun hat aber der durch den momentanen Reiz ausgelöste Vorgang immer eine längere Dauer. Während also Erregungsarbeit ausgelöst wird, fließen der betreffenden Stelle neue Reizanstöße aus ihrer Nachbarschaft zu. So erklärt sich jenes Anschwellen der Erregung, das wir bei der Reizung verschiedener Punkte des Nerven wahrnahmen (S. 61).

Die Reizung durch den constanten Strom unterscheidet sich von diesen allgemeinen Reizungsvorgängen offenbar wesentlich dadurch, dass bei jener die Summen positiver und negativer Moleculararbeit nicht gleichförmig vertheilt sind, sondern dass, während der Strom geschlossen ist, in der Gegend der Anode die negative, in der Gegend der Kathode die positive Moleculararbeit überwiegt. Dieser Gegensatz wird

begreiflich, wenn man erwägt, dass hier die Elektrolyse innere Veränderungen des Nerven herbeiführen muss. An der positiven Elektrode werden elektronegative, an der negativen elektropositive Bestandtheile ausgeschieden. An beiden Orten wird also durch die Arbeit des elektrischen Stromes Dissociation erzeugt. In Folge derselben muss zunächst Arbeit verschwinden; aber sobald die losgerissenen Theilmolecüle die Neigung haben, unter sich festere Verbindungen einzugehen, als aus denen sie ausgeschieden wurden, so kann auch die positive Moleculararbeit wiederum zunehmen, d. h. es kann ein Theil der verschwundenen Arbeit wieder frei werden. Die Reizungserscheinungen führen nun zu dem Schlusse, dass das erstere regelmäßig in der Gegend der Kathode, das zweite in der Nähe der Anode stattfindet. Die näheren chemischen Vorgänge sind uns hierbei noch unbekannt, aber an Beispielen eines analogen Kräftewechsels aus dem Gebiet der elektrolytischen Erscheinungen fehlt es nicht. So scheidet sich bei der Elektrolyse des Zinnchlorürs an der Kathode Zinn aus, in welchem die zu seiner Trennung angewandte Arbeit als Arbeitsvorrath verbleibt, an der Anode erscheint Chlor, das sich sogleich mit dem Zinnchlorür zu Zinnchlorid verbindet, wobei Wärme frei wird. Aehnliche Erfolge können überall eintreten, wo die Producte der Elektrolyse chemisch auf einander einwirken. Bei der Oeffnung des durch eine Nervenstrecke fließenden Stromes erfolgt dann wegen der Polarisirung derselben eine schwächere elektrolytische Zersetzung in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung, die im Verein mit der allmählichen Ausgleichung der chemischen Unterschiede die Erscheinungen der Oeffnungsreizung verursacht.

Was die Beziehung der hier in ihrem allgemeinen Mechanismus geschilderten Vorgänge zu den elektrischen Veränderungen des gereizten Nerven betrifft, so ist die Thatsache beachtenswerth, dass nach den Untersuchungen von BERNSTEIN[1] der Actionsstrom, der einer momentanen Reizung des Nerven nachfolgt, durchschnittlich schon 0,0006—0,0007 Sec. nach dem Eintritt des Reizes sein Ende erreicht hat, somit vollständig in das Stadium der Unerregbarkeit des Nerven fällt[2]. Die Schwankung hängt daher wahrscheinlich mit den hemmenden Kräften oder mit dem Uebergang positiver in negative Moleculararbeit zusammen. Die Art dieses Zusammenhangs bedarf aber noch der näheren Aufklärung, ehe an eine theoretische Verwerthung der elektrischen Vorgänge zu denken ist.

---

[1] PFLÜGERS Archiv I, S. 190. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871, S. 30.

[2] Die Schwankung des Muskelstromes ist von etwas längerer Dauer: sie nimmt etwa 0,004 Sec. in Anspruch (BERNSTEIN, Untersuchungen S. 64), eine Zeit, die aber gleichfalls noch innerhalb der Grenzen des Stadiums der Unerregbarkeit liegt.

An Stelle der an die allgemeine Betrachtungsweise der mechanischen Energetik sich anschließenden Begriffe der positiven und der negativen Moleculararbeit werden gegenwärtig von den Physiologen nicht selten auch auf die allgemeine Mechanik des Nervensystems die dem Gebiet der Stoffwechselvorgänge entnommenen gegensätzlichen Begriffe der »Assimilirung« und »Dissimilirung« angewandt. Ich brauche hier wohl nicht erst darauf hinzuweisen, dass die oben angewandten Begriffe und Ausdrucksweisen nicht etwa erst als Uebertragungen dieser gegenwärtig viel und bei den mannigfaltigsten Gelegenheiten gebrauchten physiologisch-chemischen Gegensatzbegriffe ins Mechanische eingeführt worden sind. In der ersten Auflage dieses Werkes und in den ihr vorangehenden »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven« ist bereits diese Betrachtungsweise nach dem Vorbild der allgemeinen mechanischen Energetik verwendet worden, ehe noch die Begriffe der Assimilation und Dissimilation in der Physiologie eine Rolle spielten. Wenn ich jene auch jetzt beibehalte, so geschieht das nicht aus Vorliebe für das einmal gebrauchte Schema, sondern weil ich gegen den Gebrauch jener Stoffwechselbegriffe Bedenken hege. Die Vorgänge des Stoffwechsels, die man vorläufig, in Ermangelung exacterer Begriffe, als Assimilation und Dissimilation bezeichnet, sind uns nämlich, abgesehen von den Effecten, nach denen sie benannt sind, davon also, dass im einen Fall an ein vorhandenes Gewebe gleiche complexe Gewebsstoffe sich ansetzen, im andern dagegen vorhandene Gewebsstoffe verschwinden, ganz und gar unbekannt. Wir können aus guten Gründen annehmen, dass bei der Dissimilation die Spaltungen der complexen Molecüle und die auf Grund solcher Spaltungen eintretenden Verbrennungen überwiegen, während wir umgekehrt voraussetzen dürfen, dass bei der Assimilation vorwiegend synthetische chemische Vorgänge eingeleitet werden. Wie sich aber in beiden Fällen der Energiewechsel im einzelnen vollzieht, darüber wissen wir schon in Bezug auf die Dissimilation sehr wenig und hinsichtlich der Assimilation im wesentlichen nichts. Dass sich alle diese Vorgänge nicht nach irgend einem einfachen Schema gestalten, sondern überall auf einem verwickelten, bis jetzt unübersehbaren Ineinandergreifen chemischer Processe beruhen, lehrt nun schon die für alle Dissimilationsvorgänge wohl ziemlich sichergestellte Thatsache, dass bei ihnen fortwährend Zerfall vorhandener chemischer Verbindungen und Bildung neuer Verbindungen in einander greifen. Wenn im allgemeinen bei solchen Dissimilationen Energie in Form von Wärme oder von mechanischer Arbeit frei wird, so ist darum weder sichergestellt, auf welchem Theil der Dissimilationsvorgänge dies beruht, noch auch, ob ein derartiger Energiewechsel mit jeder sogenannten Dissimilation verbunden sein muss, und ob nicht Vorgänge, die wir ihrem chemischen Effecte nach ebenfalls als Dissimilationen bezeichnen müssen, in ihrem Totaleffect von einem entgegengesetzten Energiewandel begleitet sein können. Unsere Kenntniss des Chemismus der Stoffwechselprocesse scheint mir im einzelnen viel zu unvollkommen zu sein, um diese Fragen zu beantworten. Die Assimilations- und Dissimilationstheorie leidet also an der bedenklichen Eigenschaft, dass sie die Vorgänge im Nervensystem durch Analogien zu verdeutlichen sucht, die dunkler sind als sie selber. Wenn man auseinandersetzt, dass Ermüdung der Dissimilation, Erholung der Assimilation entspreche, so werden damit doch schließlich nur für complexe Symptome mindestens ebenso complexe, aber unserer

Nachweisung unzugänglichere Bedingungen eingesetzt[1]. Während Ermüdung und Erholung wenigstens annähernd eindeutige symptomatische Begriffe sind, ist es sehr wahrscheinlich, dass jedem dieser Symptomencomplexe sehr zusammengesetzte Stoffwechselvorgänge zu Grunde liegen, für welche die chemisch bedeutungslosen, im Grunde rein teleologischen Begriffe der Assimilation und Dissimilation Worte sind, hinter denen sich wiederum nur jene symptomatischen Begriffe der Ermüdung und Erholung selbst verstecken. Will man die letzteren näher analysiren, so gibt es dazu, wie ich meine, bei dem heutigen Stand unseres Wissens nur zwei Wege. Man kann sich erstens auf die Symptome beschränken, dabei aber so viel als möglich die in einem zusammengesetzten Symptomencomplex gegebenen Erscheinungen auf ihre einfachsten Componenten zurückzuführen suchen. Dann ergeben sich als solche Elementarbegriffe, die übrigens in jeden Ermüdungs- und Erholungsvorgang in wechselnder Weise eingreifen können, Erregung und Hemmung. Beide sind thatsächlich nachweisbare und an ihren Effecten eventuell messbare Nervenwirkungen. Man kann aber auch zweitens diese Effecte auf die allgemeineren Begriffe zurückzuführen suchen, die uns die mechanische Energetik an die Hand gibt. Dann gelangt man zu den Begriffen der positiven und negativen Moleculararbeit in dem Sinne, in dem oben von ihnen Gebrauch gemacht wurde. Diese Beschränkung der hypothetischen Grundlagen der Nervenphysiologie auf klare physikalische Analogien scheint mir nun um so wünschenswerther zu sein, je mehr die Anwendung jener Gegensatzbegriffe der Assimilation und Dissimilation auf die verschiedensten Gebiete, Lichtempfindungen, Schallempfindungen und alle möglichen andern physiologischen und psychophysischen Erscheinungen, diesem Begriffspaar in der heutigen Physiologie allmählich eine ähnliche Rolle zuzuweisen scheint, wie sie etwa zu Anfang des 19. Jahrhunderts in der SCHELLING'schen Naturphilosophie die »polaren Gegensätze« gespielt haben, die, außer auf Elektricität, Magnetismus und chemischen Process, auch auf Sensibilität und Irritabilität, Licht und Dunkel und noch manches andere angewandt worden sind.

4. Einfluss der Centraltheile auf die Erregungsvorgänge.

a. Verlauf der Reflexerregung.

Um die Vorgänge in der centralen Nervensubstanz zu untersuchen, gehen wir von der Reizung des peripheren Nerven aus und suchen zu ermitteln, in welcher Weise deren Verlauf abgeändert wird, wenn sie centrale Elemente durchwandern muss. Am einfachsten lässt sich dieser Versuch mittelst der Untersuchung der Reflexerregungen ausführen. Man reizt zunächst durch einen Stromstoß von geeigneter Stärke eine motorische Nervenwurzel, deren Zusammenhang mit dem Rückenmark und den ihr zugehörigen Muskeln erhalten blieb; dann wird ebenso der centrale Stumpf irgend einer sensibeln Wurzel gereizt. Die beiden Zuckungen werden vom Muskel aufgezeichnet, und zugleich wird der Versuch

[1] BIEDERMANN, Elektrophysiologie, 1895. S. 71 ff.

so eingerichtet, dass die Zeitpunkte der Reizung dem nämlichen Punkt der Abscissenlinie beider Zuckungscurven entsprechen. Die Unterschiede im Eintritt und Verlauf der zwei Zuckungen geben uns dann ein Maß für den Einfluss der zwischenliegenden centralen Substanz.

Zunächst macht man nun hierbei die Beobachtung, dass es bedeutend stärkerer Reize bedarf, um von einer sensibeln Wurzel aus Zuckung hervorzubringen. Wählt man möglichst instantane Stromstöße, z. B. Inductionsschläge, so ist es häufig gar nicht möglich überhaupt Reflexzuckungen auszulösen, da man zu Strömen von solcher Stärke greifen müsste, dass Stromesschleifen auf das Rückenmark befürchtet werden müssten[1]. Ist aber die Reflexreizbarkeit groß genug, um den Versuch ausführen zu können, so wiederholen sich an den beiden Zuckungen in stark vergrößertem Maßstabe jene Unterschiede, die uns bei der Reizung zweier verschieden weit vom Muskel entfernter Stellen des Bewegungsnerven entgegengetreten sind (vgl. Fig. 24). Die Reflexzuckung tritt nämlich außerordentlich verspätet ein, und sie ist von viel längerer Dauer. Reizt man z. B. eine motorische und eine sensible Wurzel, die in gleicher Höhe und auf der nämlichen Seite in das Mark eintreten, und wählt man die beiden Reize so, dass die Zuckungshöhen gleich werden, so zeigen die



Fig. 31.

zwei Curven den in Fig. 31 dargestellten Verlauf. Ein wesentlicher Unterschied von den an verschiedenen Stellen des motorischen Nerven ausgelösten Zuckungen liegt hier nur darin, dass, um der Reflexzuckung die gleiche Höhe zu geben, nicht ein schwächerer, sondern ein stärkerer Reiz gewählt werden musste. Die Unterschiede im Verlauf der Erregung sind aber hier so bedeutend, dass sie ihren Charakter nicht ändern, wie man auch die Intensität der Reize wählen möge. Zwar nimmt mit der Verstärkung der Reize nicht nur die Höhe, sondern auch die Dauer der Zuckungen zu, während sich die Zeit der latenten Reizung vermindert. Aber die schwächsten Reflexzuckungen zeigen immer noch eine verlängerte Dauer und die stärksten einen verspäteten Eintritt, auch wenn man jene mit den stärksten und diese mit den schwächsten directen Zuckungen vergleicht[2]. Die Zeit,

[1] Um eine für länger dauernde Versuchsreihen ausreichende Reflexerregbarkeit zu erhalten, bedient man sich daher zweckmäßig einer Hülfsvergiftung mit minimalen Dosen (0,002 bis höchstens 0,004 Millig. Strychnin. Durch eigens zu diesem Zweck angestellte Versuche habe ich mich überzeugt, dass durch minimale Mengen des Giftes der zeitliche Verlauf der Reflexzuckungen nicht abgeändert wird. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, II, 1876, S. 9.

[2] Nur in ganz seltenen Fällen zeigt sich bei maximaler Reflexerregung und minimaler motorischer Reizung eine Ausnahme von dieser Regel, s. a. a. O. S. 21.

welche die Reizung braucht, um von einer sensibeln Wurzel bis in eine motorische zu gelangen, wird nun offenbar durch die Zeitdifferenz zwischen dem Beginn der beiden Zuckungen, der directen und der reflectorischen, angegeben, und bei der Kürze der Nervenwurzeln wird nur ein verschwindender Theil dieser Zeit auf Rechnung der peripheren Leitung zu setzen sein: wir können daher jene Zeitdifferenz als die Reflexzeit bezeichnen. Zu ihrer Bestimmung wird man aber wegen der Abhängigkeit der latenten Reizungen von der Stärke der Reize wiederum, wie bei der Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven, solche Versuche auswählen müssen, in denen die Höhe der beiden Zuckungen gleich groß ist.

Dies vorausgesetzt lässt sich nun die Reflexzeit unter verschiedenen Bedingungen untersuchen. Der einfachste Fall besteht in der in Fig. 31 dargestellten Uebertragung von einer sensibeln auf eine dem nämlichen Nervenstamm angehörige motorische Wurzel: wir wollen dies als den Fall der gleichseitigen Reflexerregung bezeichnen. Daran schließt sich die Fortpflanzung des Reizes von einer sensibeln Wurzel auf eine in gleicher Höhe, aber auf der entgegengesetzten Seite aus dem Rückenmark austretende motorische: wir nennen dies die quere Reflexerregung. Dazu kommt endlich drittens die Fortpflanzung in der Höhenrichtung des Rückenmarks, die Höhenleitung der Reflexe, also z. B. die Uebertragung von der sensibeln Wurzel eines oberen auf die motorische eines unteren Extremitätennerven. In jedem dieser drei Fälle ist die Reflexzeit von der Stärke der Erregungen nicht in merklichem Grade abhängig. Sie ist, wie vorauszusehen war, relativ am kleinsten bei der gleichseitigen Reflexerregung, wo sie unter normalen Verhältnissen 0,008—0,015 Sec. beträgt. Sie ist aber, was man vielleicht nicht erwartet hätte, bei der Querleitung relativ größer als bei der Höhenleitung. Vergleicht man nämlich den queren mit dem gleichseitigen Reflex, so beträgt die Verzögerung des ersteren gegen den letzteren durchschnittlich 0,004 Sec. Vergleicht man aber den durch Reizung einer sensibeln Armnervenwurzel im Schenkel ausgelösten abermals mit dem gleichseitigen Reflex, so bleibt die Verzögerung in der Regel etwas unter jenem Werthe[1]. Da nun im zweiten Fall die Reizung mindestens eine 6 bis 8mal größere Weglänge zurückzulegen hat als im ersten, so ist ersichtlich, dass die Verzögerung bei der Querleitung sehr viel beträchtlicher sein muss als bei der Höhenleitung. Man wird dies jedenfalls darauf beziehen dürfen, dass die Höhenleitung, wie sich aus den unten (in Cap. V) zu erörternden Structurverhältnissen des Rückenmarks ergeben wird, großentheils durch die Markfasern

[1] Ebend. S. 14, 30, 37.

geschieht, während die Querleitung fast ganz durch das Zellennetz der grauen Substanz vermittelt werden muss. Es bestätigen daher diese Vergleichsversuche den schon aus der langen Dauer der Reflexzeit sich mit Wahrscheinlichkeit ergebenden Schluss, dass die centralen Elemente dem Verlauf der Erregungen ungleich größere Widerstände entgegensetzen als die Nervenfasern. Der nämliche Schluss ergibt sich aus der weiteren Thatsache, dass auch in den Spinalganglien des Frosches eine Verzögerung der Leitung von durchschnittlich 0,003 Sec. stattfindet, sowie aus der damit im Zusammenhang stehenden Beobachtung, dass die sensibeln Nervenwurzeln reizbarer sind als die Nervenfasern unterhalb der Spinalganglien. Hierbei findet sich dann zugleich das bemerkenswerthe Verhältniss, dass die sensibeln Nervenausbreitungen in der Haut wieder leichter erregbar sind als die zur Haut herantretenden Nervenzweige. Wie in den Spinalganglien Einrichtungen existiren, welche die Reizbarkeit der eintretenden Nerven vermindern, so müssen also in der Haut Einrichtungen gegeben sein, welche die entgegengesetzte Eigenschaft besitzen. Für die Nervenstämme und ihre Verzweigungen ist in Folge dessen die Reizbarkeit ein Minimum, eine Eigenschaft, die offenbar in hohem Maße geeignet ist, die Centralorgane vor dem Zufluss zweckloser sensorischer Erregungen zu schützen[1].

b. Steigerungen der Reflexerregbarkeit.

Die durch die zeitlichen Verhältnisse der Reflexleitung nahe gelegte Vorstellung, dass die centralen Elemente einerseits den ihnen zugeführten Erregungen größere Widerstände entgegensetzen, anderseits aber auch im stande sind, eine größere Summe in ihnen selbst angesammelter Kraft zu entwickeln, empfängt nun ihre Bestätigung durch zahlreiche andere Erscheinungen. Hierher gehört zunächst die Thatsache, dass fast in allen Fällen, in denen nicht auf künstlichem Wege die Erregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wurde[2], ein einzelner momentaner Reizanstoß keine Reflexzuckung auslöst, sondern dass hierzu wiederholte Reize erforderlich sind, worauf dann zugleich die Contraction einen tetanischen Charakter anzunehmen pflegt[3]. Innerhalb gewisser Grenzen tritt dabei der Reflex

[1] A. a. O. S. 45 f.

[2] Vgl. S. 80, Anm. 1.

[3] KRONECKER und STIRLING, Berichte der k. sächs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Cl. 1874, S. 372. Wenn außerdem die genannten Beobachter angeben, dass sich die Reflexzuckung immer durch einen mehr tetanischen Charakter von der einfachen Muskelzuckung unterscheide (Archiv f. Physiologie 1878, S. 23), so kann ich dieser Angabe nicht zustimmen. Sie beruht offenbar darauf, dass KRONECKER und STIRLING die oben erwähnte minimale Hülfsvergiftung nicht anwandten und daher stärkerer Reize zur Erregung von Reflexen bedurften. Die einfache Reflexzuckung ist etwas länger dauernd, gleicht aber sonst in ihrem Verlauf vollständig der einfachen Muskelzuckung. Damit soll übrigens nicht gesagt sein, dass zwischen einfacher Zuckung und Tetanus überhaupt eine feste

nach derselben Zahl von Einzelreizen auf, ob diese langsam oder schnell einander folgen. Anderseits ist die Dauer eines Reflextetanus nicht, wie die der Contraction bei tetanischer Erregung des motorischen Nerven, unmittelbar von der Dauer der Reizung abhängig, sondern bei kürzer dauernder Reizung pflegt der Tetanus die Reizung zu überdauern, bei länger dauernder dagegen früher als dieselbe wieder zu verschwinden[1]. Eine weitere Erscheinung, welche die Unterschiede in den Reizbarkeitsverhältnissen der peripheren und der centralen Nervensubstanz sehr deutlich zeigt, ist die folgende. Reizt man durch Inductionsschläge, die in nicht allzugroßer Frequenz auf einander folgen, den motorischen Nerven, so geräth der zugehörige Muskel, wie zuerst HELMHOLTZ[2] gezeigt hat, in Schwingungen von gleicher Frequenz, die man als Ton wahrnehmen oder auch auf einem mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder mittelst einer passenden Vorrichtung aufzeichnen lassen kann. Reizt man nun in derselben Weise das Rückenmark, so geräth der Muskel ebenfalls in Schwingungen, aber die Vibrationsfrequenz ist bedeutend verlangsamt. Die Fig. 32 zeigt zwei auf diese Weise von KRONECKER und HALL gewonnene Schwingungscurven eines Kaninchenmuskels. Bei 42 Reizen in der Secunde zeichnete der Muskel, als der motorische Nerv gereizt wurde, die obere, als das unterhalb der medulla oblongata getrennte Rückenmark gereizt wurde, die untere Wellenlinie[3]. In nahem Zusammenhange hiermit steht die Beobachtung von BAXT, dass möglichst einfache Willkürbewegungen immer erheblich länger dauern als einfache Zuckungen, die durch Reizung eines motorischen Nerven ausgelöst werden. So fand z. B. BAXT an sich selbst, dass der Zeigefinger der rechten Hand in Folge einer Reizung durch den Inductionsstrom eine Bewegung in durchschnittlich 0,166 Sec. ausführte, zu der bei willkürlicher Innervation 0,296 Sec. erforderlich waren[4].


Fig. 32.

Die größere Wirksamkeit oft wiederholter Reize auf das Rückenmark ist nun offenbar dadurch bedingt, dass jede Reizung eine Steigerung

Grenze zu ziehen ist. Der in ihrem ansteigenden Theil beschleunigte Verlauf der einfachen Muskelzuckung lehrt vielmehr, dass schon bei ihr mehrere auf einander folgende Erregungsstöße stattfinden.

[1] BEAUNIS, Rech. expér. sur les conditions de l'activité cérébrale et sur la physiologie des nerfs. 1884, p. 106.

[2] HELMHOLTZ, Monatsberichte der Berliner Akademie 1864, S. 307.

[3] KRONECKER und STANLEY HALL, Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 12. Aehnliches beobachteten HORSLEY und SCHAEFER (Journ. of Physiol. VII, p. 96) und beim Menschen GRIFFITH (ebend. IX, p. 39).

[4] HELMHOLTZ und BAXT, Monatsber. der Berliner Akad. 1867, S. 228. 1870, S. 184. Uebereinstimmende Resultate ergaben die Versuche von VON KRIES, Archiv f. Physiol. 1886. Supplementband S. 1 ff.

der Reflexerregbarkeit zurücklässt. Auch in dieser Beziehung bietet aber die centrale Substanz nur in verstärktem Maße Erscheinungen dar, die uns schon beim peripheren Nerven begegnet sind. Dagegen scheint gewissen chemischen Wirkungen, die auf noch unbekannte Weise eine ähnliche Veränderung der Reizbarkeit hervorbringen können, nur die centrale Nervensubstanz zugänglich zu sein. Die Träger dieser Wirkungen sind die sogenannten Reflexgifte, unter denen das Strychnin wegen der Sicherheit, mit der es die Veränderungen herbeiführt, die erste Stelle einnimmt. Es verdankt diese Eigenschaft wahrscheinlich dem Umstande, dass seine Wirkung sich fast ganz auf die centrale Substanz des Rückenmarks beschränkt, während andere Nervengifte theils in höheren Nervencentren, theils in peripheren Nerven Veränderungen hervorbringen, die jenen Einfluss mehr oder minder aufheben können[1].

Die Wirkungen einer solchen Vergiftung sind nun im allgemeinen folgende: 1) Es genügen viel schwächere Reize, um Reflexzuckung auszulösen; bald wird sogar eine Grenze erreicht, wo die Reflexreizbarkeit größer wird als die Reizbarkeit des motorischen Nerven. 2) Schon bei den schwächsten Reizen, die eben Zuckung erregen, ist diese höher und namentlich länger dauernd als unter normalen Verhältnissen; bei gesteigerter Giftwirkung geht sie in eine tetanische Contraction über. 3) Der Eintritt der Zuckung wird immer mehr verspätet, so dass die Zeit der latenten Reizung auf mehr als das doppelte ihrer gewöhnlichen Dauer vergrößert werden kann. Zugleich nehmen die Unterschiede in der Zeit der latenten Reizung bei starken und schwachen Reizen enorm zu: auf der Höhe der Giftwirkung zeigt der Reflextetanus kaum Gradunterschiede mehr, ob man die stärksten oder die schwächsten Reize wählt, aber bei den letzteren ist der Eintritt desselben außerordentlich verspätet. Die

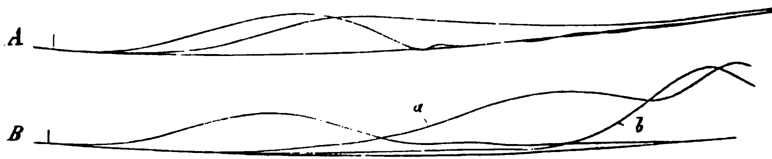


Fig. 33.

Fig. 33 zeigt ein Beispiel dieser Veränderungen. Die Curve *A* ist im Anfang der Giftwirkung, die Curven *B* sind auf der Höhe derselben gezeichnet, *a* wurde durch einen stärkeren, *b* durch einen schwächeren momentanen Reiz ausgelöst; in beiden Fällen ist wieder zur Vergleichung

[1] Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II. S. 64.

eine directe Zuckung ausgeführt worden. Diese Verlängerung der latenten Reizung steht ohne Zweifel in unmittelbarem Zusammenhang mit der gesteigerten Reizbarkeit. In der durch das Gift veränderten centralen Substanz kann der Reiz eine längere Zeit nachwirken, um, nach Ueberwindung der anfänglichen Hemmung, die Erregung auszulösen. Es tritt hier etwas ähnliches ein wie bei der Summirung der Reizungen, nur fällt die Wiederholung des äußeren Reizes hinweg. Wir müssen demnach annehmen, dass der Reiz eine Menge auf einander folgender Reizungen hervorbringt, welche sich summirend schließlich Erregung bewirken. Dies führt zu der Vorstellung, dass in Folge der Veränderung die molecularen Hemmungsvorgänge nicht merklich alterirt worden sind, dass aber die positive Moleculararbeit nicht, wie es im normalen Zustande geschieht, alsbald nach ihrem Freiwerden ganz oder großentheils wieder gebunden wird, sondern dass sie sich allmählich anhäuft. Es ist bemerkenswerth, dass ähnliche, nur schwächere Wirkungen durch den Einfluss der Kälte auf das Rückenmark hervorgerufen werden[1].

c. Reflexhemmungen durch Interferenz der Reize.

Diesen die Erregbarkeit der centralen Elemente steigernden Einflüssen stehen nun auch hier hemmende gegenüber. Die Thatsache, die auf diese hemmenden Wirkungen zuerst die Aufmerksamkeit lenkte, besteht in der seit langer Zeit schon bekannten Steigerung der Reflexerregbarkeit des Rückenmarks nach Abtragung des Gehirns. Von ihr ausgehend fand SETSCHENOW, dass die Reizung gewisser Hirntheile, des Thalamus, der Zweihügel und der medulla oblongata, beim Frosche den Eintritt der Reflexe aufhebt oder verzögert[2]. Er war deshalb geneigt anzunehmen, die Function der Hemmung sei auf bestimmte Centralgebiete beschränkt. Indem sich aber weiterhin zeigte, dass auch die Reizung anderer sensibler Nerven sowie der sensorischen Rückenmarksstränge denselben Effect hervorbringe[3], wurde diese Hypothese genöthigt, fast über das ganze Cerebrospinalorgan die Verbreitung solcher specifischer Hemmungscentren auszudehnen. Wenn jede sensorische Erregung durch die Reizung eines beliebigen andern sensorischen Elementes gehemmt werden kann,

---

[1] A. a. O. S. 56 f. Dass ROSENTHAL (Monatsber. der Berliner Akademie, 1873, S. 104, u. 1875, S. 419) von einer Abnahme der Latenzzeit beim Strychnintetanus spricht, was ihm noch BIEDERMANN (Elektrophysiologie, 1895, S. 501) nachschreibt, ist mir räthselhaft. Bei starker Strychninvergiftung und Anwendung mäßiger Reize ist die Zunahme der Latenzzeit so auffallend, dass sie ohne alle zeitmessenden Hülfsmittel in die Augen fällt.

[2] SETSCHENOW, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks. 1863. SETSCHENOW und PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. 1865.

[3] HERZEN, Sur les centres modérateurs de l'action reflexe. 1864. p. 32. SETSCHENOW, Ueber die elektrische und chemische Reizung der sensibeln Rückenmarksnerven. 1868, S. 40.

so erhält, wie schon GOLTZ[1] mit Recht bemerkte, das Gebiet der Hemmung eine ebenso weite Ausdehnung wie das der sensorischen Erregung, und die Annahme specifischer Hemmungscentren wird hierdurch von selbst beseitigt. Obgleich aber jede mögliche Empfindungsreizung, mag sie andere sensible Nerven oder sensible Centraltheile treffen, eine im Ablauf befindliche Reflexerregung hemmen kann, so tritt dies doch keineswegs unter allen Umständen ein, sondern es kann auch umgekehrt die hinzutretende Reizung den Reflex verstärken, ähnlich wie dies dann immer geschieht, wenn etwa in einer motorischen Faser oder auch in einem motorischen Centralgebiet zwei Erregungen zusammentreffen. Bezeichnen wir ganz allgemein das Zusammentreffen zweier Reizungen im selben Centralgebiet als eine Interferenz der Reizungen, so ist nämlich das Ergebniss einer solchen Interferenz abhängig: 1) von dem Stadium, in welchem sich die eine Erregung befindet, wenn die andere beginnt: ist die durch die erstere ausgelöste Muskelzuckung noch im Ablauf begriffen oder eben erst abgelaufen, so findet in der Regel Verstärkung der Reizungen statt; hat dagegen die eine Reizung längere Zeit schon bestanden, so wird die hinzutretende zweite leichter gehemmt; 2) von der Stärke der Reize: starke Interferenzreize hemmen eine bestimmte Reflexerregung leichter als schwache, ja zuweilen wirken starke Reize auf die nämliche Erregung hemmend, die durch schwache verstärkt wird; 3) von dem räumlichen Verhältniss der gereizten Nervenfasern: solche sensible Fasern, die in gleicher Höhe und auf derselben Seite des Rückenmarks eintreten, also ursprünglich einem und demselben Nervenstamm angehören, bewirken eine weit schwächere Hemmung, beziehentlich leichter eine verstärkte Erregung, als solche, die auf verschiedenen Seiten oder in verschiedener Höhe eintreten. Endlich ist 4) der Zustand des Centralorgans von Einfluss: je mehr die normale Leistungsfähigkeit erhalten blieb, um so sicherer darf man unter sonst geeigneten Bedingungen Hemmung der Reflexe erwarten; je mehr Kälte, Strychnin und andere reflexsteigernde Gifte oder Kräfteabnahme des Nervensystems durch Erschöpfung, mangelhafte Ernährung u. dergl. sich geltend machen, um so mehr tritt statt der Hemmung die Verstärkung der Reizungen hervor. Zunächst

[1] GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. 1869, S. 44, 50. Dass auch durch andere als die von SETSCHENOW bezeichneten Hirntheile Reflexe gehemmt werden können, zeigte GOLTZ durch seinen Quakversuch: bei Fröschen, deren Großhirnlappen entfernt sind, löst leise Berührung der Rückenhaut fast mit mechanischer Sicherheit das Quaken aus, dieser Erfolg fehlt dagegen sehr häufig bei unverstümmelten Thieren. Hiernach scheinen also auch die Großhirnlappen hemmend auf die Reflexe wirken zu können. (GOLTZ a. a. O. S. 41.) Nach Versuchen von LANGENDORFF (Archiv f. Physiol. 1877, S. 133) und von BÖTTICHER (Ueber Reflexhemmung, Sammlung physiol. Abhandl. II. Reihe, Heft III) tritt übrigens derselbe Effect auch in Folge der Blendung der Thiere ein.

macht diese Abnahme der Hemmung sich darin geltend, dass es länger anhaltender und stärkerer Reize bedarf, um sie hervorzubringen; auch verschwindet sie immer zuerst für die Reizung der zur selben Wurzel gehörenden Nervenfasern; im Zustand äußerster Leistungsunfähigkeit oder erhöhter Kälte- und Strychninwirkung sind aber überhaupt gar keine Hemmungssymptome mehr zu beobachten[1].

Man könnte versucht sein, sich die hemmenden Wirkungen als eine der Interferenz der Licht- und Schallschwingungen analoge Interferenz oscillatorischer Reizbewegungen vorzustellen, bei der sich die zusammentreffenden Reizwellen ganz oder theilweise auslöschten[2]. Doch diese Annahme, die zudem über das einfache Auslöschen der Erregung, wie es z. B. in den vorderen Nervenzellen des Rückenmarks bei Reizung der aus ihnen entspringenden motorischen Fasern stattfindet, gar keine Rechenschaft geben würde, findet in den über den Verlauf der Erregung bekannten Thatsachen keine Stütze. Dagegen weisen die wechselnden Erfolge der Reizinterferenz offenbar darauf hin, dass auch bei der Reizung centraler Elemente gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen ausgelöst werden. Zugleich ist es aber deutlich, dass hier die Hemmungserscheinungen weit ausgeprägter sind als in der peripheren Nervenfaser. Die besonderen Bedingungen, unter denen jene beiderlei Wirkungen der centralen Reizung zur Erscheinung kommen, machen es ferner wahrscheinlich, dass insbesondere dann der äußere Effect der Hemmung entsteht, wenn die Reize so geleitet werden, dass sie in einem und demselben sensorischen Centralgebiet zusammentreffen, wogegen Summation der Reizungen, wie es scheint, immer dann stattfindet, wenn von verschiedenen sensorischen Centralgebieten, die gleichzeitig gereizt werden, die Erregung auf die nämlichen motorischen Elemente übergeht. Im allgemeinen werden nun diese beiden Effecte bei jeder gleichzeitigen Reizung verschiedener sensibler Elemente neben einander stattfinden können, und es wird von den speciellen Bedingungen abhängen, welcher von ihnen die überwiegende Stärke besitzt.

---

[1] Untersuchungen etc. II, S. 84 ff., S. 106 ff. Dagegen scheint das Morphium in einem gewissen Stadium seiner Wirkung die centralen Hemmungen zu verstärken. Denn HEIDENHAIN und BUBNOFF fanden, dass die durch Reizung der motorischen Rindenfelder des Gehirns entstandenen Contractionen bei Thieren durch tactile Hautreize im gewöhnlichen Zustande verstärkt, in der Morphiumnarcose aber gehemmt werden. (PFLÜGERS Archiv Bd. 26, S. 137 ff.)

[2] Auf diesen Gedanken hat E. CYON eine Theorie der centralen Hemmungen gegründet. (Bulletin de l'acad. de St. Pétersbourg, VII, Dec. 1870.) Auch die thatsächlichen Grundlagen derselben, die sich auf die Gefäßinnervation beziehen, hat übrigens HEIDENHAIN angefochten. (PFLÜGERS Archiv f. Physiologie Bd. 4, S. 551.)

d. Dauernde Erregungs- und Hemmungswirkungen: positiver und negativer Tonus.

Auf solche specifische Bedingungen, bei denen die Verbindungen, in denen die verschiedenen nervösen Elemente unter einander und mit ihren Anhangsapparaten stehen, eine wesentliche Rolle spielen, weisen insbesondere auch gewisse Erscheinungen hin, die man an den mit ihren centralen Ursprungsstätten in Verbindung gebliebenen Nerven und Muskeln beobachtet. Dahin gehört zunächst die Thatsache, dass der Muskel, so lange er durch seinen Nerven mit dem Centralorgan verbunden bleibt, dauernd in einer gewissen Spannung verharrt, die aber augenblicklich aufhört, wie sich an einer geringgradigen Verlängerung des belasteten Muskels zu erkennen gibt, wenn der Nerv durchschnitten wird[1]. Diese dauernde Spannung während der Ruhe hat man den Tonus des Muskels genannt. Sein Verschwinden bei der Trennung des Nerven weist darauf hin, dass er in einer dauernden Erregung des Nerven, die diesem von seinen centralen Elementen zufließt, seinen Grund hat. Ueberdies scheinen auf seine Erhaltung die Verbindungen, in denen die centralen Elemente unter einander stehen, von Einfluss zu sein. Denn die in den motorischen Nerven des Rückenmarks den Skeletmuskeln zufließende tonische Erregung lässt auch dann nach, wenn man nicht den motorischen Nerven selbst, sondern die sensiblen Wurzeln der Rückenmarksnerven durchschneidet[2]. Danach ist wohl anzunehmen, dass ein Theil der die Erregung auslösenden Kräfte den motorischen Nervenzellen erst aus ihren Verbindungen mit sensiblen Elementen zufließt, während die von manchen Beobachtern wahrgenommene Fortdauer des Tonus nach der Trennung solcher sensibler Verbindungen wohl auf eine daneben bestehende selbständige Quelle erregender Kräfte in den Ursprungszellen der motorischen Nervenfasern bezogen werden darf. Anderseits scheinen aber auch die centralen Elemente je nach den Bedingungen, unter denen sie vermöge ihrer näheren oder ferneren Verbindung mit andern ähnlichen Elementen stehen, umgekehrt hemmende Kräfte im Ueberschuss zu erzeugen und auf ihre peripheren Fortsätze zu übertragen. Hierauf deutet nämlich die Beobachtung hin, dass die Zunahme des Tonus einer bestimmten Muskelgruppe regelmäßig eine Abnahme der Spannung in ihren Antagonisten im Gefolge hat, so dass also z. B. verstärkte Erregung der Beugemuskeln eines Gliedes verminderte der Streckmuskeln und umgekehrt nach sich zieht[3]. Kann diese

[1] BRONDGEEST, Over den Tonus der willekeurigen Spieren. Utrecht 1860.

[2] CYON, Ber. d. sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Abth. 1865, S. 86. Vgl. dagegen G. HEIDENHAIN, PFLÜGERS Archiv f. Physiologie Bd. 4. 1871. S. 435.

[3] H. E. HERING und SHERRINGTON, PFLÜGERS Archiv f. Physiologie Bd. 68, 1897, S. 222 ff.

Erscheinung wohl als ein negativer Tonus bezeichnet werden, so liegt es nahe, die so sich ergebenden entgegengesetzten Tonusformen zu den schon am peripheren Nerven und dann in gesteigertem Maße an den centralen Gebilden überall zu beobachtenden Grundphänomenen der Erregung und Hemmung in Beziehung zu bringen, wobei nur hinzuzufügen ist, dass nach allen diesen Beobachtungen das wechselnde Uebergewicht erregender und hemmender Kräfte wesentlich mit von den Einflüssen abhängt, unter denen die centralen Elemente in Folge ihrer Verbindung mit andern ähnlichen Elementen und den von diesen letzteren ihnen zugeführten Reizungsvorgängen stehen.

5. Theorie der centralen Innervation.

a. Allgemeine Theorie der Molecularvorgänge in der Nervenzelle.

Da die Erscheinungen der centralen Innervation auf ähnliche einander entgegengesetzte Molecularwirkungen hinweisen, wie sie uns beim Erregungsvorgang in der Nervenfaser begegnet sind, so werden wir von den dort entwickelten allgemeinen Anschauungen auch hier ausgehen können. Wir setzen demnach zunächst für die centrale Substanz einen ähnlichen stationären Zustand voraus, wie er für den Nerven angenommen wurde, einen Zustand also, bei dem die Leistungen positiver und negativer Moleculararbeit im Gleichgewicht stehen. Durch den zugeführten Reiz werden nun wieder beide Arbeitsmengen vergrößert werden. Aber alles deutet darauf hin, dass hier zuerst die Vergrößerung der negativen Moleculararbeit bedeutend überwiegt, daher ein momentaner Reizanstoß in der Regel gar keine Erregung auslöst. Wiederholen sich jedoch die Reize, so wird bei den folgenden allmählich die negative im Verhältniss zur positiven Moleculararbeit verringert, bis endlich die letztere so weit angewachsen ist, dass Erregung entsteht. Wir können uns demnach vorstellen, dass in einer gereizten Nervenzelle regelmäßig ein analoger Vorgang statthat, wie er sich im Nerven bei der Schließung des constanten Stromes an der Anode entwickelt. Unter der Wirkung des Reizes geschehen solche Vorgänge, die in der Ueberführung festerer in losere Verbindungen, also in der Anhäufung vorräthiger Arbeit bestehen, in gesteigertem Maße. Aber während bei der Wirkung des Stromes auf den Nerven die elektrolytische Action Zersetzungen einleitet, die normaler Weise im Nerven nicht stattfinden, müssen wir wohl annehmen, dass die Reizung der Nervenzelle nur die ohnehin vorzugsweise auf Bildung complexer chemischer Molecüle, also auf Ansammlung vorräthiger Arbeit gerichtete Wirksamkeit steigert. Es führt dies auf einen wichtigen Unterschied der Nervenfaser von der centralen Substanz, auf den auch andere physiologische Erwägungen

hinweisen. Die Nervenzellen sind die eigentlichen Werkstätten jener Stoffe, welche die Nervenmasse zusammensetzen. In den Nervenfasern werden diese Stoffe in Folge der physiologischen Function zum größten Theile verbraucht, aber sie können in ihnen, wenn wir von jener ungenügenden und theilweisen Restitution absehen, wie sie bei jeder Reizung die Zersetzung begleitet, offenbar nicht gebildet werden. Denn getrennt von ihren Ursprungszellen verlieren die Fasern ihre nervösen Bestandtheile, und die Wiedererneuerung der letzteren muss von den Centralpunkten ausgehen[1]. Auch im Zustand der Functionsruhe besteht demnach in der Nervenzelle kein völliges Gleichgewicht des Stoff- und Kräftewechsels. Aber die Abweichung findet hier im entgegengesetzten Sinne statt wie in der Nervenfaser. In der letzteren prävalirt die Bildung definitiver Verbrennungsproducte, bei welcher positive Arbeit geleistet wird; in der Zelle hat die Erzeugung complexer Verbindungen, in denen sich vorräthige Arbeit ansammelt, das Uebergewicht. So wahr es ist, dass im Thierkörper im ganzen die positive Arbeitsleistung, also die Verbrennung der complexen organischen Verbindungen die Oberhand hat, so ist es doch eine durchaus falsche Auffassung, wenn man diese Art des Stoff- und Kräftewechsels als die ausschließliche ansieht. Vielmehr finden nebenbei immer noch Reductionen, Auflösungen festerer in losere Verbindungen statt, wobei Arbeitsvorrath angesammelt wird. Gerade das Nervensystem ist eine wichtige Stätte solcher Anhäufung vorräthiger Arbeit. In die Bildung der Nervensubstanz gehen Verbindungen ein, die theilweise zusammengesetzter sind als die Nahrungsstoffe, aus denen sie herstammen, und einen hohen Verbrennungswerth besitzen, in denen also eine große Menge vorräthiger Arbeit aufgespeichert ist[2]. Die Nervenzellen, die Bildnerinnen dieser Verbindungen, gleichen in gewissem Sinne den Pflanzenzellen. Auch sie sammeln vorräthige Arbeit an, die, nachdem sie beliebig lange latent geblieben, wieder in wirkliche Arbeit übergeführt werden kann. So sind die Nervenzellen die Vorrathsstätten für künftige Leistungen. Die Hauptverbrauchsorte der von ihnen aufgespeicherten Arbeit aber sind die peripheren Nerven und ihre Endorgane. Aus diesen Erwägungen ergibt sich der Schluss, dass der Zusammenhang der centralen Substanz mit den aus ihr entspringenden Nervenfasern nicht bloß in der Uebertragung jener Molecularbewegungen, die wir Erregungsvorgänge nennen, besteht, sondern dass außerdem eine fortwährende Stoffwanderung in der Richtung von den Nervenzellen zu den Nervenfasern stattfindet, durch welche diesen von neuem Stoffe zugeführt werden, in denen vorräthige Arbeit angesammelt ist. Hierauf beruht offenbar der nutritive

[1] Vgl. S. 45.
[2] Vgl. S. 48.

Einfluss, den überall die centrale Substanz auf die mit ihr zusammenhängenden Nervenfasern und durch sie wieder auf die von ihnen versorgten Organe ausübt. Neben dieser, allen Nervencentren und Nervenfasern zukommenden und mit der allgemeinen Mechanik der centralen Innervation eng zusammenhängenden Ernährungsfunction eine besondere Gattung nutritiver Nerven anzunehmen, erscheint demnach durch nichts gerechtfertigt. Nothwendig müssen aber die Bedingungen, unter denen diese Stoffwanderung steht, wieder auf die Verhältnisse der Reizbarkeit und den Verlauf der Erregungen zurückwirken. Hat z. B. in einem centralen Gebiet in Folge lang dauernder Ruhe eine große Ansammlung vorräthiger Arbeit stattgefunden, so werden im allgemeinen in diesem Gebiet selbst und in den damit in Verbindung stehenden Nervenfasern intensivere und dauerndere Arbeitsleistungen sensorischer oder motorischer Art stattfinden können. Ebenso ist es nicht unwahrscheinlich, dass sich vermöge jener Stoffwanderungen neurodynamische Wechselwirkungen zwischen benachbarten Centraltheilen entwickeln können, in Folge deren die an einem bestimmten Punkte stattfindenden Arbeitsleistungen durch die Zufuhr vorräthiger Arbeit von benachbarten Punkten aus gesteigert werden[1].

Das verschiedene Verhalten der Nervenzellen gegen Reize, die ihnen zugeleitet werden, weist uns aber ferner darauf hin, dass es in jeder Zelle zweierlei Gebiete gibt, deren eines sich in seiner Erregbarkeit der peripheren Nervensubstanz verwandter zeigt, während das andere davon in höherem Grade abweicht. Wir wollen jenes die periphere, dieses die centrale Region der Nervenzelle nennen. Die centrale Region ist, so nehmen wir an, vorzugsweise die Bildungsstätte jener complexen Verbindungen, welche die Nervensubstanz zusammensetzen, und damit der Ansammlungsort vorräthiger Arbeit. Eine ihr zugeführte Reizbewegung beschleunigt nur die Molecularvorgänge in der ihnen einmal angewiesenen Richtung und verschwindet daher ohne äußeren Effect. Anders in der peripheren Region. Sie nimmt zwar auch noch Theil an der Verwandlung wirklicher in vorräthige Arbeit; aber außerdem findet sich in ihr bereits ein intensiverer Stoffverbrauch mit Arbeitserzeugung, wobei ihr ein Theil des Verbrauchsmaterials von der centralen Region zufließt. Wird sie von einem Reize getroffen, so wird zunächst auch hier die negative Moleculararbeit in höherem Grade als die positive gesteigert. Doch während die erstere bald wieder auf ihre gewöhnliche Größe sinkt, dauert die letztere länger an; sie kann daher, entweder nach einem größeren Zeitraume der Latenz, oder wenigstens falls neue Reizanstöße hinzutreten, Erregung

[1] Vgl. hierzu die Erörterungen über die abnorme Steigerung der Erregbarkeit in der Großhirnrinde, die gewissen Bewusstseinsstörungen (Traum, Hypnose) muthmaßlich zu Grunde liegt, in Abschn. V.

hervorbringen. Auch hier wird übrigens, wie beim Nerven, immer nur ein Theil der positiven Moleculararbeit in Erregungsarbeit und wiederum nur ein Theil der letzteren in äußere Erregungseffecte übergehen; ein anderer wird wieder in negative zurückkehren, die Erregungsarbeit kann ganz oder theilweise in andere Formen von Molecularbewegung verwandelt werden. Ferner wird, sobald einmal Erregung entstanden ist, die angehäufte Erregungsarbeit verhältnissmäßig rasch aufgebraucht, analog einer explosiven Zersetzung. Entsprechend der stärkeren Hemmung hat sich jedoch eine größere Summe von Erregungsarbeit anhäufen können, und ist demgemäß auch der auftretende Reizeffect ein stärkerer als bei der Reizung des Nerven. Die reizbare Region der Nervenzelle und die periphere Nervensubstanz verhalten sich in dieser Beziehung etwa ähnlich wie ein Dampfkessel mit schwer beweglichem und ein solcher mit leicht beweglichem Ventile. Dort muss die Spannkraft der Dämpfe zu einer bedeutenderen Größe anwachsen, bis das Ventil bewegt wird, der Dampf entströmt dann aber auch mit größerer Kraft. Wahrscheinlich zeigt übrigens die periphere Region der Nervenzelle in verschiedenen Fällen ein verschiedenes Verhalten, indem sie bald mehr bald weniger der peripheren Nervensubstanz sich annähert. So werden z. B. die durch die Zellen der Hinterhörner des Rückenmarks nach oben geleiteten sensiblen Erregungen sichtlich weniger verändert als die außerdem durch die Zellen der Vorderhörner vermittelten Reflexerregungen. Es mag sein, dass diese Unterschiede durch die Zahl centraler Zellen, welche die Reizung durchlaufen muss, bedingt sind. Es ist aber auch denkbar, dass zwischen denjenigen Gebieten der Nervenzelle, die wir centrale und periphere Region genannt haben, ein allmählicher Uebergang stattfindet, und dass gewisse Fibrillen in mittleren Regionen endigen, in denen zwar die Hemmung keine vollständige, aber doch die Fortpflanzung der Reizung erschwert ist.

Jene eigenthümliche Steigerung der Reflexreizbarkeit, die durch wiederholte Reize oder durch Giftwirkungen herbeigeführt wird, lässt sich nun so deuten, dass in Folge dieser Einflüsse die einmal ausgelöste positive Moleculararbeit nicht mehr oder unvollständiger als gewöhnlich wieder in negative zurückverwandelt werden kann. In Folge dessen häuft sie sich so lange an, bis Erregung entsteht. Die genannten Einwirkungen hindern also die Restitution der Nervensubstanz, und sie machen es dadurch verhältnissmäßig schwachen äußeren Anstößen möglich eine rasch um sich greifende Zersetzung herbeizuführen, in Folge deren die vorräthigen Kräfte in kurzer Zeit erschöpft werden.

Die Erscheinungen der wechselseitigen Hemmung solcher Erregungen, die von verschiedenen Seiten her den nämlichen Nervenzellen zugeführt werden, sowie die Thatsache, dass durch gewisse Zellen die

Reizung nur in einer Richtung sich fortpflanzt, in der entgegengesetzten aber gehemmt wird, machen endlich noch folgende Annahme nöthig: Reizungen, welche die centrale Region einer Nervenzelle ergreifen, führen eine Fortpflanzung der hier stattfindenden Hemmungsvorgänge (der negativen Moleculararbeit) auf die periphere Region herbei, und ebenso bedingen Reizungen, welche die periphere Region treffen, eine Ausbreitung der hier ausgelösten Erregungsvorgänge (der positiven Moleculararbeit) über die centrale Region. Die innere Wahrscheinlichkeit dieses Satzes erhellt aus der bekannten Thatsache, dass sich bei allen chemischen Vorgängen, bei denen der Gleichgewichtszustand complexer Molecüle einmal gestört worden ist, diese Störung auf weitere Molecüle zu übertragen pflegt. Die Explosion der kleinsten Menge von Chlorstickstoff genügt, um viele Pfunde dieser Substanz zu zersetzen, und ein einziger glühender Span kann das Holz eines ganzen Waldes verbrennen. Im vorliegenden Fall könnte nur darin eine Schwierigkeit zu liegen scheinen, dass sich jedesmal je nach der Richtung entgegengesetzte Molecularvorgänge über eine und dieselbe Masse ausbreiten. Aber wir müssen erwägen, dass diese Vorgänge in jeder Region der Zelle fortwährend neben einander bestehen, und dass, wie schon der fortwährende Austausch der Stoffe verlangt, zwischen beiden Regionen ein continuirlicher und allmählicher Uebergang stattfindet. Es mag hier wieder an das Beispiel des durch den constanten Strom veränderten Nerven erinnert werden. Im Bereich der Anode überwiegen hemmende, im Bereich der Kathode erregende Molecularprocesse. Aber durch Prüfungsreize von verschiedener Stärke lässt sich nachweisen, dass an der Anode nicht nur die Hemmung sondern auch die Erregung gesteigert ist, und anderseits pflanzt sich der hemmende Vorgang bei wachsender Stromstärke bis zur Kathode und noch über dieselbe hinaus fort. (Vgl. S. 72 f.) Aehnlich in der Nervenzelle. So können wir uns z. B. das Verhalten der Zellen der Hinter- und Vorderhörner des Rückenmarks zu den ein- und austretenden Fasern durch die Fig. 34 veranschaulichen. *M* soll eine Zelle des Vorderhorns, *S* eine solche des Hinterhorns bedeuten, *c* und *c'* seien die centralen, *p* und *p'* die peripheren Regionen derselben. In der Vorderhälfte des Marks kann die Reizung nur von *m'* nach *m*, innerhalb der hinteren Hälfte nur von *s* nach *s'* sich fortpflanzen, der von *m* oder *s'* ausgehende Reiz wird in *c*, *c'* gehemmt. Eine

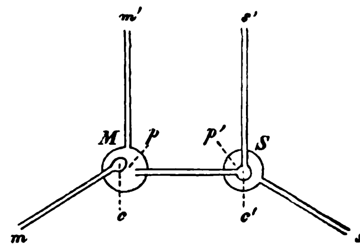


Fig. 34.

Uebertragung der Reizung zwischen *S* und *M* aber kann nur in der Richtung von *S* nach *M* stattfinden, nicht umgekehrt, weil der bei *m* einwirkende Reiz in *c* erlischt; der bei *m'* einwirkende kann zwar bis *c'* geleitet werden, wird aber hier ein Ende finden. Endlich muss die von *s* ausgehende Reflexerregung durch eine bei *s'* einwirkende Reizung gehemmt werden, weil die in *c'* entstehende Molecularbewegung der Hemmung auf die periphere Region sich auszubreiten strebt, wodurch die hier beginnende Erregung ganz oder theilweise aufgehoben wird. Die morphologischen Thatsachen machen es unzweifelhaft, dass das hier als centrale Region bezeichnete Gebiet der Ganglienzelle mit dem Ursprungsgebiet der Achsenfaser, des Neuriten, zusammenfällt, während die periphere Region der Ursprungsmasse der Dendriten entspricht, also der wirklichen Peripherie der Ganglienzelle angehört, vielleicht aber auch noch in die centrale Punktsubstanz hineinreicht[1].

Die Reizerfolge peripherer Ganglien, wie des Herzens, der Blutgefäße, des Darmes, ordnen sich ungezwungen diesen Gesichtspunkten unter. Ob die Reizung der zu solchen Ganglien tretenden Nerven Erregung oder Hemmung zur Folge hat, wird ebenfalls von ihrer Verbindungsweise mit den Nervenzellen abhängen. Die Hemmungsfasern des Herzens werden also z. B. in der centralen, die Beschleunigungsfasern in der peripheren Region der Ganglienzellen dieses Organs endigen; verschiedene Apparate für beide Vorgänge anzunehmen, ist nicht erforderlich. Modificirt wird der Erfolg der Reizung nur dadurch, dass jene Ganglien sich gleichzeitig in einer fortwährenden automatischen Reizung befinden, so dass die von außen herzutretenden Nerven nur regulatorisch auf die Bewegungen wirken. Uebrigens zeigen auch hier die Nervenzellen die Eigenschaft der Ansammlung und Summation der Reize. Starke Erregung der Hemmungsnerven des Herzens verursacht zwar nach sehr kurzer Zeit Herzstillstand, bei etwas schwächeren Reizungen tritt aber dieser erst nach mehreren Herzschlägen ein. Noch deutlicher ist dieselbe Erscheinung bei den Beschleunigungsnerven, wo regelmäßig mehrere Secunden nach Beginn der Reizung verfließen, bis eine Beschleunigung eintritt. Anderseits wirkt aber auch der Reiz, nachdem er aufgehört hat, immer noch längere Zeit nach, indem das Herz erst allmählich zu seiner früheren Schlagfolge zurückkehrt. Dabei sind die Verhältnisse sichtlich auch darin einigermaßen abweichend von denen der Skeletmuskeln, als bei jenen dem directen Willens-

[1] Siehe oben Cap. II S. 34 ff. Ich darf wohl hier darauf hinweisen, dass die obige Theorie der centralen Leitungsrichtungen auf Grund rein physiologischer Erwägungen aufgestellt worden ist (Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, 1876, S. 116), lange bevor RAMON y CAJAL aus den morphologischen Thatsachen seine Anschauungen über die functionelle Bedeutung des doppelten Ursprungs der Nervenfasern entwickelte. (Vgl. dazu auch S. 42.)

einflusse entzogenen Inervationsgebieten in den Muskeln selbst zum Theil die zur Erzeugung und Ansammlung erregender und hemmender Wirkungen geeigneten Einrichtungen gegeben sind, so dass hier die Muskelsubstanz bis zu einem gewissen Grade die sonst der peripheren und centralen Nervensubstanz zukommenden Eigenschaften annimmt[1], — ein Verhältniss, das man in Anbetracht der sonstigen nahen Beziehungen der nervösen und der contractilen Substanz vielleicht nur als eine durch die periphere Verselbständigung der Organe entstandene Steigerung von Eigenschaften auffassen darf, die dem Muskelgewebe an und für sich schon zukommen.

Auch das schon bei der peripheren Nervensubstanz nachzuweisende Elementarphänomen der Uebung gewinnt nun, mit den durch das erwähnte Fortpflanzungsgesetz der Molecularvorgänge in der Ganglienzelle bedingten Modificationen, seine Geltung für die centrale Substanz. Die complexen Wirkungen jenes Phänomens treten uns hier einerseits in der Thatsache entgegen, dass combinirte Bewegungen, deren erste Ausführung schwierig und nur unter steter Controle des Willens möglich war, allmählich immer leichter und zuletzt vollkommen unwillkürlich ausgeführt werden; anderseits machen sie sich darin geltend, dass sich functionelle Störungen, die durch die Vernichtung centraler Elemente herbeigeführt werden, allmählich ausgleichen können, ohne dass diese Elemente selbst restituirt werden. Verräth sich in der ersten dieser Erscheinungen eine zunehmende Erleichterung der Erregungsvorgänge in Folge ihrer häufigen Wiederholung, so legt die zweite die Annahme nahe, dass unter geeigneten Bedingungen die Reizung innerhalb der centralen Substanz neue Bahnen einschlagen kann. Diesen letzteren Uebungserfolg kann man daher auch, um ihn von der directen Uebung durch Functionswiederholung zu unterscheiden, als Bahnung bezeichnen[2]. Danach beweisen diese Erscheinungen erstens, dass, wenn ein Erregungsvorgang durch eine Ganglienzelle in bestimmter Richtung häufig geleitet wird, hierdurch diese Richtung auch bei künftigen Reizungen, welche die nämliche Zelle treffen, vorzugsweise zur Leitung disponirt wird; und sie fordern zweitens, dass die Leitungsvorgänge in der centralen Substanz überhaupt nicht in feste Grenzen eingeschlossen sind, und dass daher Elemente, in denen zuvor die Erregungen gegenüber den gleichzeitig stattfindenden Hemmungen verschwanden, unter den durch den Hinwegfall der seitherigen Leitungswege eintretenden neuen Uebungsbedingungen neue functionelle Verbindungen

[1] Th. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv f. Physiologie, LVI, 1894, S. 149ff.

[2] Ich übernehme hier diesen zuerst von S. EXNER (Entwurf einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen, I, 1894, S. 76) vorgeschlagenen sehr zweckmäßigen Ausdruck, ohne mich damit irgendwie den sonstigen von diesem Autor aufgestellten Anschauungen und Hypothesen anzuschließen.

eingehen können. In die Ausdrücke der oben entwickelten Hypothese übersetzt würde dies bedeuten, dass die oft wiederholte Leitung in einer bestimmten Richtung auf dem der letzteren entsprechenden Weg mehr und mehr der centralen Substanz die der peripheren Region eigenthümliche Beschaffenheit verleiht. Eine derartige Umwandlung steht aber in der That durchaus im Einklang mit den allgemeinen Gesetzen der Reizung. Schon im peripheren Nerven nehmen ja, wenn ihn ein Reiz wiederholt trifft, die hemmenden Kräfte immer mehr ab: zunächst, so lange die Leistungsfähigkeit nicht erschöpft wird, steigt daher die Reizbarkeit bei oft wiederholter Reizung. Die letztere führt also allgemein eine Veränderung der Nervensubstanz mit sich, wobei diese die Eigenschaft einbüßt, die mit der Restitution der inneren Kräfte verbundene hemmende Wirkung auszuüben. Hierin findet das Princip der Uebung seine nähere Erläuterung für die centralen Functionen, indem es sich zugleich in zwei für das Verständniss dieser Functionen im einzelnen wichtige und sich wechselseitig ergänzende Principien specialisirt: in das Princip der Localisation und in das der vicariirenden Function. Beide werden uns bei der Betrachtung der Functionen der Centralorgane des Nervensystems als unentbehrliche Hülfsmittel für die Interpretation der Erscheinungen wieder begegnen.

b. Verhältniss der Nervenprocesse zu den psychischen Vorgängen.

Noch ein allgemeineres, nicht bloß für die physiologische, sondern auch für die psychologische Seite der Lebensvorgänge wegweisendes Ergebniss lässt sich aber diesen Betrachtungen entnehmen. Wir haben zum Maß der Wirkungen, welche die Nervensubstanz in sich erzeugen und auf andere, ihr in gewissen allgemeinen Eigenschaften gleichartige Elemente des Körpers übertragen kann, die Wirkungen auf den Muskel genommen, theils weil sie der Beobachtung am leichtesten zugänglich, theils weil sie am unzweideutigsten allgemeingültigen Maßbeziehungen zu unterwerfen sind. Nun muss aber selbstverständlich vorausgesetzt werden, dass für die Uebertragung der nervösen Molecularvorgänge auf die contractile Substanz keine andern Gesetze gelten können, als sie bei der Uebertragung auf andere, in ihren Eigenschaften den nervösen Elementen verwandte Substanzen, vornehmlich also auch auf die für die psychische Seite der Lebensvorgänge besonders bedeutsamen Elemente der Sinnesorgane maßgebend sind. In den Sinneszellen und in den mit ihnen zusammenhängenden peripheren und centralen Theilen des Nervensystems wird also irgend ein von außen einwirkender oder ein innerhalb des Systems selbst entstehender Reiz immer nur jene den allgemeinen Gesichtspunkten des Energieprincips leicht zu unterstellenden Formen positiver und negativer

Moleculararbeit hervorbringen, deren allgemeinste Beziehungen wir an den sich uns im Muskelsystem darbietenden Symptomen zu erforschen suchten. Solche Formen der Moleculararbeit können sich in der Schließung und Lösung chemischer Verbindungen, in dem Freiwerden und in der Bindung von Wärme, in der Vermehrung oder Verminderung mechanischer Leistungen zu erkennen geben. Immer aber bleiben die so analysirten Vorgänge physikalisch-chemische Processe. Nie ist es möglich, auf den Wegen einer Molecularmechanik zu irgend welchen psychischen Qualitäten oder Processen zu gelangen. Dass diese, wie uns die Erfahrung lehrt, die Molecularvorgänge innerhalb unseres Nervensystems begleiten können, ist daher eine Thatsache, die gänzlich außerhalb der Grenzen einer Molecularmechanik der Nervensubstanz und demnach auch außerhalb der Grenzen der streng physiologischen Betrachtung liegt. Sie würde nur dann in diese hineinfallen, wenn sich die psychischen Vorgänge selbst irgendwie als Molecularvorgänge, das heißt in letzter Instanz als Bewegungsvorgänge oder als physische Energien deuten ließen. Der Versuch solches zu thun scheitert aber sofort unter jedem Gesichtspunkt, unter dem man ihn etwa in Angriff nehmen möchte: die psychischen Vorgänge fügen sich keinem unserer physischen Maße der Energie, und die physischen Molecularvorgänge erweisen sich, so weit wir sie immer verfolgen mögen, als mannigfach in einander, aber nirgends direct in psychische Qualitäten übergehende Processe. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass psychische Vorgänge regelmäßig von einem physischen Kräftewechsel begleitet sind, der als solcher zugleich einen Gegenstand der Molecularmechanik des Nervensystems ausmacht, und dass demnach ebenso psychische Symptome als Hinweise auf bestimmte physiologische Molecularvorgänge, wie unter Umständen umgekehrt die letzteren, wo sie uns etwa einmal zuerst näher bekannt sein sollten, als Hinweise auf psychische Verhältnisse benützt werden können. Aber solche Beziehungen sind vollkommen damit vereinbar, dass jedes dieser Gebiete selbständig für sich besteht, insofern es in keiner Weise jemals auf das andere zurückgeführt werden kann. In der That vermögen wir ebenso wenig die Mechanik der Nervensubstanz aus den Verbindungen und Beziehungen unserer Empfindungen und Gefühle, wie umgekehrt die letzteren aus jener abzuleiten. Damit ist von vornherein auch den folgenden Betrachtungen ihr Weg vorgezeichnet. Die Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens wird uns zunächst als ein physiologisches Problem zu beschäftigen haben, welches im wesentlichen nur die in der allgemeinen Mechanik der Nervensubstanz gefundenen Principien auf die complexen Verbindungen anzuwenden hat, in denen uns die Nervenelemente im Nervensystem der Thiere und vor allen des Menschen

entgegentreten. Dem Psychologischen wird dabei überall bloß eine symptomatische Bedeutung in dem obigen Sinne einzuräumen sein, abgesehen von den Punkten, wo die kritische Erörterung gewisser innerhalb der Nervenphysiologie entstandener Hypothesen von psychologischem Charakter eine Prüfung der Frage verlangt, inwiefern solche Hypothesen in den physiologischen Thatsachen selbst eine berechtigte Grundlage haben. Die allgemeine Frage aber, welcher Art jene Beziehungen sind, die die Mechanik der Nervensubstanz und ihrer complexen Wirkungen im Nervensystem auf der einen und die psychischen Lebensvorgänge auf der andern Seite mit einander verbinden, diese Frage wird als eine solche, die eine Analyse beider Thatsachengebiete voraussetzt, naturgemäß erst am Schluss dieses Werkes zur Untersuchung kommen.

Viertes Capitel.

Formentwicklung der Centralorgane.

1. Allgemeine Uebersicht.

a. Aufgabe der folgenden Darstellung.

Die an die Constitution der Nervensubstanz gebundenen Lebensäußerungen, die das vorige Capitel in ihren elementaren Erscheinungen zu analysiren suchte, finden sich, vermöge der Verbindung der Elementartheile zu verwickelten Organgebilden, überall im Thierreich, wo in diesem überhaupt ein Nervensystem zur Ausbildung gelangt ist, zu mehr oder weniger complexen Leistungen vereinigt, die wir meist nur noch ihrer allgemeinen Richtung nach auf jene relativ einfachen Bedingungen zurückführen können, die uns die an einzelnen isolirten Gebilden gewonnene Mechanik der Nervensubstanz an die Hand gibt. Dennoch wird es, je verwickelter und schwieriger hier die Aufgabe wird, um so mehr nöthig, die allgemeinen Gesichtspunkte nicht aus den Augen zu verlieren, die sich aus dem Studium der einfachen Nervenprocesse ergeben, wenn nicht von vornherein die Analyse der complexen physiologischen Functionen auf Irrwege geleitet werden soll. Vor allem bei der Betrachtung derjenigen Entwicklungsformen des Nervensystems, die uns wegen ihrer Bedeutung für die Psychologie im Folgenden vorzugsweise beschäftigen sollen, bei den Nervencentren der höheren Wirbelthiere und des Menschen, hat man sich daher der unabsehbar complexen Bedingungen zu erinnern, die hier den Wirkungen der elementaren Nervenkräfte durch

die Verbindungen der Elementartheile gestellt sind. Die Physiologie des Nervensystems wird um so eher im stande sein, auch der Psychologie Dienste zu leisten, je mehr sie der Regel eingedenk bleibt, dass die Eigenschaften zusammengesetzter Organe immer nur insoweit dem Verständnisse zugänglich gemacht werden können, als es gelingt, sie wenigstens nach den allgemeinen Gesichtspunkten, nach denen sie beurtheilt werden, auf die Eigenschaften ihrer Elemente zurückzuführen. Die Vernachlässigung dieser eigentlich selbstverständlichen Regel, im Verein mit der Anwendung einer beliebigen Vulgärpsychologie, die sich die Anatomen und Physiologen gelegentlich für ihren Specialgebrauch zurechtlegen, hat es von den Tagen der Phrenologie GALLs an bis in unsere Tage herab so gefügt, dass die großen Fortschritte, die man in der Erkenntniss der Structurformen des Nervensystems und der complexen physiologischen Functionen desselben machte, Fortschritte, um die sich nach der anatomischen Seite GALL selbst bereits Verdienste erworben hat, für die Erkenntniss der Beziehungen des Nervensystems zu den psychischen Lebensvorgängen nicht nur fruchtlos geblieben sind, sondern in vielen Fällen mehr verwirrend als fördernd gewirkt haben.

Nun setzt die Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens selbstverständlich zunächst, und ehe sie sich der eigentlich physiologischen Seite ihrer Aufgabe zuwendet, eine zureichende Einsicht in die morphologischen Verhältnisse der Organe voraus. Dies um so mehr, als, abgesehen von den in die allgemeine Mechanik der Nervensubstanz fallenden Versuchen an möglichst aus ihren Verbindungen isolirten Elementen, das physiologische Experiment und die dasselbe nach gewissen Richtungen ergänzende pathologische Beobachtung an diese Verhältnisse gebunden bleiben, wobei sie dann freilich zugleich in Anbetracht der ungeheuren Verwicklung der Structuren verhältnissmäßig rohe Hülfsmittel sind: eine Schranke, deren man bei der Beurtheilung solcher Versuche und Beobachtungen stets eingedenk bleiben sollte. Indem daher die folgende Darstellung zunächst ein allgemeines Structurbild des centralen Nervensystems zu entwerfen versucht, kann sie natürlich den Anatomen und Physiologen, denen diese Dinge geläufig sind, nichts neues bringen wollen; und sie wird sich darum vielfach auch der Erwähnung specieller Punkte, die vorläufig nur von anatomischem Interesse sind, enthalten können. Ihr Zweck ist zunächst, einen dem Psychologen bestimmten und seinen Interessen Rechnung tragenden Abriss der Structur- und Functionslehre des Nervensystems zu geben. Sie verbindet aber damit doch auch noch den weiteren Zweck, dem Anatomen und Physiologen selbst die ihm bekannten Structur- und Functionsverhältnisse auch einmal in psychologischer Beleuchtung zu bieten. Ganz an einer solchen

Beleuchtung pflegt es ja freilich in den anatomischen und physiologischen Darstellungen nicht zu fehlen; im Gegentheil, niemand wird umhin können, den Muth zu bewundern, mit dem sich die Anatomen und Physiologen gelegentlich auf diesem schwierigen und ihnen eigentlich unbekannten Terrain bewegen. Um so mehr entsteht nun aber doch auch für den Psychologen die Pflicht, die Ergebnisse, die bei der Betrachtung mikroskopischer Structurbilder oder bei der Beobachtung von Thieren, die durch Abtragung einzelner Hirntheile irgendwie psychisch geschädigt wurden, gewonnen sind, vom Standpunkt der wissenschaftlichen Psychologie aus zu erörtern und, von den dem Beobachteten hinzugefügten mehr oder minder zufälligen oder willkürlichen Reflexionen absehend, die Thatsachen selbst auf ihre psychologische Bedeutung zu prüfen. Doch muss für die Zwecke einer solchen, speciell dem psychologischen Bedürfniss dienenden Uebersicht eine eingehende Schilderung der topographischen Verhältnisse des Gehirnbaues, wie sie für den Anatomen und Pathologen erfordert wird, selbstverständlich zurücktreten, wogegen hier vielmehr auf die Structurzusammenhänge als solche, insbesondere insoweit sie auf functionelle Zusammenhänge hinweisen, das Hauptgewicht zu legen ist. Diesem Zweck dürfte eine so viel als möglich entwicklungsgeschichtliche Betrachtung, welche die complexen Verhältnisse der ausgebildeten Organe durch ihre Entstehung aus einfacheren Formen in der Thierreihe und in der individuellen Entwicklung verständlich zu machen sucht, am besten entsprechen. Wir werden uns dabei aber außerdem, nachdem in dem ersten Capitel das für den vorliegenden Zweck Wesentliche über die allgemeine Differenzirung der Substrate der psychischen Functionen im Thierreich erwähnt ist, auf die nähere Betrachtung der Formentwicklung der Centralorgane im Wirbelthierreich beschränken dürfen, wobei wir hier die niederen Entwicklungsformen wiederum hauptsächlich benützen, um das Verständniss der Verhältnisse des menschlichen Gehirnbaues vorzubereiten.

b. Das Medullarrohr und die drei Haupttheile des Gehirns.

Die früheste Entwicklungsstufe des centralen Nervensystems der Wirbelthiere haben wir bereits in jener ersten Sonderung des Keimes kennen gelernt, die als ein dunkler Streif die Lage des künftigen Rückenmarks und damit zugleich die Körperachse des Organismus bezeichnet (Fig. 8 S. 30). Diese Uranlage des Nervensystems bildet sich weiter aus, indem sich zu beiden Seiten des Primitivstreifs das äußere Blatt der Keimscheibe zu zwei leistenförmigen Erhebungen faltet, die eine Rinne zwischen sich lassen, die Primitivrinne. Sie ist die Anlage des künftigen Rückenmarks. Indem die Seitentheile derselben sich in raschem Wachsthum zuerst erheben

und dann einander nähern, schließt sich die Rinne zu einem Rohr, dem Medullarrohr, in dessen Höhle aus den ursprünglichen Bildungszellen die Entwicklung des Rückenmarks von statten geht (Fig. 9, S. 30). Das letztere enthält bei allen Wirbelthieren einen seine Längsachse einnehmenden Rest der ursprünglichen Höhle, den Centralcanal, welcher zunächst von grauer Substanz umgeben ist, die ihrerseits wieder von einer weißen Markhülle bedeckt wird, aus der in fächerförmiger Anordnung die Wurzeln der Rückenmarksnerven hervortreten.

Die erste Anlage des Gehirns entsteht nun, indem das vordere Ende des Medullarrohrs schneller zu wachsen beginnt, wodurch sich eine blasenförmige Auftreibung desselben, das primitive Hirnbläschen bildet, die sich sehr bald in drei Abtheilungen, das vordere, mittlere und hintere Hirnbläschen, gliedert (Fig. 35). Theils die genetischen, theils die späteren functionellen Beziehungen dieser ursprünglichen Hirntheile legen den Gedanken nahe, dass, wie die Entwicklung des Gehirns überhaupt, so auch diese Dreitheilung in nächstem Zusammenhang steht mit der Ausbildung der drei vorderen Sinneswerkzeuge: die nervöse Anlage der Geruchsorgane wächst nämlich unmittelbar aus dem vordern Ende der ersten, die der Gehörorgane aus den Seitentheilen der dritten Hirnblase heraus; die Augen entstehen zwar anscheinend als Wachsthumsproducte des Vorderhirns, doch machen es physiologische Thatsachen zweifellos, dass das Mittelhirn die nächsten Ursprungszellen der Sehnerven enthält.



Fig. 35. Embryonalanlage eines Hundeeies n. BISCHOFF. *a* Medullarrohr mit den drei Hirnblasen an seinem vorderen Ende. *a'* Erweiterung des Medullarrohres in der Lendengegend (sinus rhomboidalis). *b* Anlage der Wirbelsäule. *c* Anlage der Körperwand. *d* Trennungsstelle des oberen und mittleren Blattes der Keimblase. *f* das untere Blatt derselben.

Von den drei ursprünglichen Hirnabtheilungen erfahren von da an die erste und dritte, das Vorder- und Hinterhirn, die wesentlichsten Veränderungen. Beide zeigen nämlich bald an ihrem vorderen Ende ein gesteigertes Wachsthum und gliedern sich hierdurch jedes in ein Haupt- und ein Nebenbläschen. Das frühere Vorderhirn besteht jetzt aus Vorder- und Zwischenhirn, das frühere Hinterhirn aus Hinter- und Nachhirn (Fig. 36). Unter den so entstandenen fünf Hirnabtheilungen entspricht das Vorderhirn den künftigen Großhirnhemisphären, das Zwischenhirn wird zu den Sehhügeln (thalami optici), aus dem einfach gebliebenen Mittelhirn entwickeln

sich die Vierhügel des Menschen und der Säugethiere, die Zweihügel oder lobi optici der niederen Wirbelthiere, das Hinterhirn wird zum Kleinhirn (Cerebellum), das Nachhirn zum verlängerten Mark. Vorn ist das Zwischenhirn, hinten das Nachhirn als Stammbläschen zu betrachten, aus welchem dort das Vorderhirn, hier das Hinterhirn als Nebenbläschen hervorgewachsen sind. Die aus den drei Stammbläschen, Nach-, Mittel- und Zwischenhirn, sich entwickelnden Gebilde, also das verlängerte Mark, die Vier- und Sehhügel mit den unter ihnen aus dem Mark aufsteigenden Faserbündeln, nennt man auch noch im ausgebildeten Gehirn den **Hirnstamm** und stellt ihnen die Gebilde des ersten und des vierten Hirnbläschens, die Großhirnhemisphären und das Cerebellum, als **Hirnmantel** gegenüber, weil diese Theile an den höher organisirten Gehirnen einem Mantel ähnlich den Hirnstamm umhüllen.

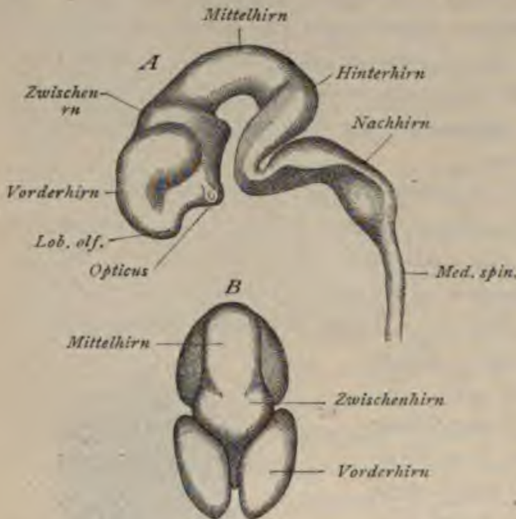


Fig. 36. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo, 3 mal vergr. *A* seitliche, *B* obere Ansicht. Nach MIHALKOVICS.

Die sämmtlichen Hirnbläschen sind, gleich dem Medullarrohr, dessen Erweiterungen sie darstellen, von Anfang an Hohlgebilde, und zwar sind sie zunächst nach außen geschlossen, communiciren aber unter einander sowie nach rückwärts mit der Höhle des Medullarrohrs. Mit der Entwicklung der beiden Nebenbläschen aus dem vordern und hintern Stammbläschen ändert sich dies. Nun reißt die Decke der letzteren der Länge nach entzwei. Es entstehen so zwei genau in der Medianlinie gelegene spaltförmige Oeffnungen, eine vordere und eine hintere, durch welche die Höhlen des vordern und des hintern Stammbläschens freigelegt werden. Durch den vorderen Deckenriss wird das Vorderhirn in seine beiden Hemisphären gespalten und das Zwischenhirn nach oben geöffnet, während das in seinem Wachsthum zurückbleibende Mittelhirn nur durch eine Längsfurche in zwei Hälften sich scheidet. Der hintere Deckenriss erfolgt an der Stelle, wo das Medullarrohr in das Gehirn übergeht. Das Hinterhirn oder Cerebellum, das unmittelbar vor dieser Stelle hervor-

wächst, ist anfänglich vollständig in zwei Hälften geschieden, verwächst aber später in seiner Mittellinie. Durch jene beiden Spalten dringen in die Hirnhöhlen Blutgefäße ein, die, indem sie die erforderliche Stoffzufuhr vermitteln, das weitere Wachsthum und die gleichzeitige Verdickung der Wandungen mittelst Ablagerung von Nervensubstanz von innen her möglich machen.

Die bis dahin erreichte Entwicklung entspricht im wesentlichen der bleibenden Organisation des Gehirns der niedersten Wirbelthiere, der Fische und nackten Amphibien (Fig. 37 und 38). Das ursprüngliche Vorderhirnbläschen ist hier meist in zwei fast ganz getrennte Hälften geschieden, die beiden Großhirnhemisphären, die nur noch an einer

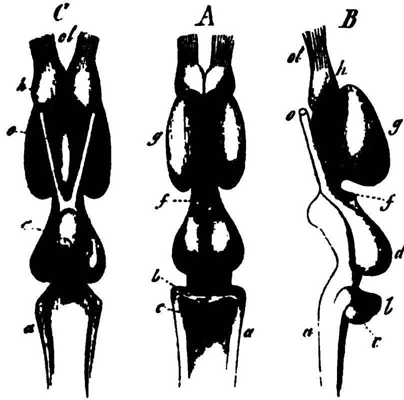


Fig. 37. Gehirn von Polypterus bichir, nach J. MÜLLER. *A* von oben, *B* seitlich, *C* von unten. *h* Riechlappen. *g* Großhirn. *f* Zwischenhirn (thalami). *d* Zweihügel (lobi optici). *bc* Kleinhirn. *a* verl. Mark. *e* Hirnanhang (hypophysis) mit den lobi inferiores. *ol* Nerv. olfactorius. *o* Nerv. opticus.

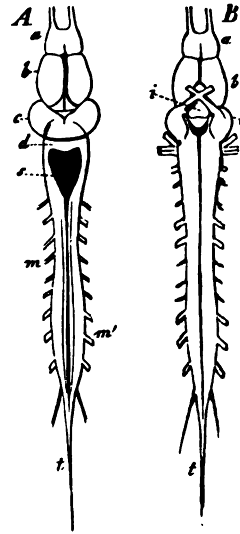


Fig. 38. Gehirn und Rückenmark des Frosches, nach GEGENBAUR. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechlappen. *b* Großhirn. *c* Zweihügel. Zwischen *b* und *c* ist in *A* ein Theil des Zwischenhirns (thalamus) sichtbar. *d* Kleinhirn. *s* Rautengrube (verl. Mark). *i* Hirntrichter (infundibulum); vor demselben die Kreuzung der Sehnerven. *m* Rückenmark. *m'* Lendenanschwellung desselben. *t* Endfaden des Rückenmarks.

kleinen Stelle ihres Bodens zusammenhängen. Das vordere Stammbläschen oder Zwischenhirn ist in zwei paarige Hälften, die Sehhügel oder thalami optici, gespalten, die mit ihrer Basis verwachsen bleiben. Das Hinterhirn oder Cerebellum bildet eine schmale unpaare Leiste, an der jede Spur einer Trennung verschwunden ist. An dem Nachhirn oder verlängerten Mark hat der hintere Deckenriss eine rautenförmige Vertiefung erzeugt, unter der die Hauptmasse des Organs ungetrennt bleibt.

c. Die Hirnhöhlen und die Differenzirung der Hirntheile.

Mit der Gliederung des Gehirns in seine fünf Abtheilungen verändert sich nun zugleich die Form der ursprünglich eine einfache Erweiterung des medullaren Centralcanals darstellenden Hirnhöhle. Diese trennt sich, entsprechend der Gliederung des Hirnbläschens, zuerst in drei, dann in fünf Abtheilungen, und in Folge der Spaltung der Hemisphären wird die vorderste derselben noch einmal in zwei symmetrische Hälften, die beiden seitlichen Hirnkammern, geschieden. Gehen wir von den letzteren aus, so hängen demnach die einzelnen Abtheilungen der Centralhöhle in folgender Weise zusammen (Fig. 39). Die seitlichen Hirnkammern (*h*), welche in der Regel vollständig von einander getrennt sind, münden in die Höhle ihres Stammbläschens, einen zwischen den Sehhügeln gelegenen spaltförmigen Raum (*z*), der durch den vordern Deckenriss nach oben geöffnet ist; er wird, indem man von vorn nach hinten zählt, als der **dritte Ventrikel** bezeichnet. Dieser führt dann unmittelbar in die Höhle des Mittelhirns (*m*), die sich bei den Säugethieren außerordentlich verkleinert, so dass sie nur als ein enger, unter den Vierhügeln hinziehender Canal, die Sylvische Wasserleitung (aquaeductus Sylvii), den dritten Ventrikel mit der Höhle des Nachhirns verbindet. Noch bei den Vögeln hat der Canal eine größere Ausdehnung, indem er Ausläufer in die beiden, das Mittelhirn bildenden Zweihügel sendet; bei den niederen Wirbelthieren befinden sich in diesem Hügelpaar ziemlich ausgedehnte Hohlräume, die mit der centralen Höhle communiciren. Von den aus dem dritten Hirnbläschen hervorgegangenen Theilen, dem Hinter- und Nachhirn, hat jeder wieder ursprünglich seinen besonderen Hohlraum. Da nun das Hinterhirn oder Cerebellum dem Nachhirn an der Stelle, wo das letztere an das Mittelhirn grenzt, als ein sich nach hinten wölbendes Bläschen aufsitzt, so spaltet sich der Sylvische Canal an seinem hinteren Ende in zwei Zweige, in einen, der sich nach aufwärts wendet und in die Höhle des Cerebellum führt, und in einen andern, der geraden Weges in die Höhle des Nachhirns, der Medulla oblongata, einmündet (Fig. 40). Letztere Höhle nennt man, weil sie, wenn die Sylvische Wasserleitung nicht mitgerechnet wird, von vorn nach hinten gezählt, der vierte Hohlraum des Gehirns ist, den vierten Ventrikel oder wegen ihrer rautenförmigen Gestalt die

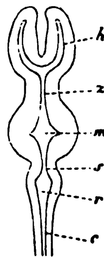


Fig. 39. Horizontaler Längsschnitt durch das Gehirn des Frosches, halb schematisch. *h* seitliche Hirnkammer. *z* Höhle des Zwischenhirns (3. Ventrikel). *m* Höhle des Mittelhirns. *s* Verbindungscanal zwischen 3. und 4. Ventrikel (aquaeductus Sylvii). *r* Rautengrube (4. Ventrikel). *c* Centralcanal des Rückenmarks.

Rautengrube (*r* Fig. 39). Der vierte Ventrikel ist nicht mehr eine Höhle, sondern eine Grube, weil er durch den hintern Deckenriss vollständig freigelegt ist. Wo diese Grube sich an ihrem hintern Ende schließt, da geht sie dann in den Centralcanal des Rückenmarks über. Bei den Säugethieren verschwindet die Höhle des Cerebellum vollständig durch Ausfüllung des Hinterhirnbläschens mit Markmasse. Hier wird also durch seitliche Hirnkammern, dritten Ventrikel, Sylvische Wasserleitung und vierten Ventrikel das vollständige System der Hirnhöhlen gebildet. Bei den niederen Wirbelthieren kommen hierzu noch die Höhlen der Sehhügel als Erweiterungen des dritten Ventrikels, die Höhlen der Zweihügel oder lobi optici als Ausbuchtungen der Wasserleitung und die Höhle des Cerebellum als Anhang der Rautengrube. Haupt- und Nebenhöhlen sind im allgemeinen bei den niederen Wirbelthierordnungen umfangreicher im Verhältniss zur Hirnmasse, nähern sich demnach mehr einem embryonalen

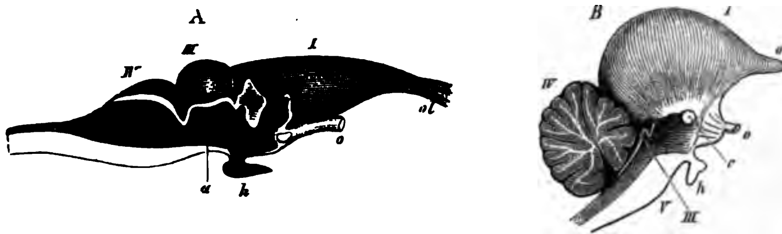


Fig. 40. Gehirn einer Schildkröte (*A*) und eines Vogels (*B*), im senkrechten Medianschnitt, nach BOJANUS und STIEDA. *I* Hemisphäre. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *c* vordere Commissur. *III* Zweihügel; in *B* ist nur die beide Zweihügel vereinigende Markplatte sichtbar, die in *A* als *a* bezeichnet ist. *h* Hypophysis. *IV* Kleinhirn. *V* Hinter der vorderen Commissur liegt der 3. Ventrikel, der unter der Zweihügelplatte in die Sylvische Wasserleitung übergeht; letztere führt an ihrem hinteren Ende nach aufwärts in die Höhle des Cerebellum, nach abwärts in den 4. Ventrikel.

Zustande. Doch zeigen in dieser Beziehung die einzelnen Hirnabtheilungen in den verschiedenen Classen ein abweichendes Verhalten. Bei den Fischen werden die Großhirnhemisphären und das Kleinhirn durch Ausfüllung mit Nervenmasse zu soliden Gebilden, die, weil ihr Wachsthum frühe innehält, nur eine geringe Größe erreichen. Bei den Amphibien bleiben die zwei Seitenventrikel bestehen, aber das Cerebellum ist meistens solide. Erst bei den Reptilien und Vögeln erhält auch dieses eine geräumige Höhle, die dann aber bei den Säugethieren wiederum verschwindet. Ebenso schließen sich bei den letzteren die Seitenhöhlen des Mittelhirns, der Vier- oder Zweihügel, die bei allen niederen Wirbelthieren, von den Fischen bis hinauf zu den Vögeln, nicht nur erhalten bleiben, sondern auch auf ihrem Boden graue Erhabenheiten entwickeln (Fig. 41).

ähnlich wie solche bei Vögeln und Säugethieren in den Seitenventrikeln des großen Gehirns in Gestalt der sogenannten Streifenhügel vorkommen.

Im Rückenmark sowohl wie im Gehirn geht die Bildung der Nervenmasse von den Zellen aus, welche die Wandungen der ursprünglichen Hohlräume zusammensetzen. Manche dieser Zellen bewahren den Charakter der Bildungszellen des Bindegewebes und vermitteln so die Ausscheidung der formlosen Zwischensubstanz oder Neuroglia. Andere werden zu Nervenzellen und lassen Ausläufer sprossen. Im Rückenmark strahlen die Fasern vorwiegend nach der Peripherie aus, so dass die graue Substanz um den Centralcanal zusammengedrängt und außen von weißer Markmasse überkleidet wird. Im Gehirn bleibt dieses Verhältniss nur in den aus den drei Stammbläschen hervorgegangenen Gehirntheilen im wesentlichen bestehen. An den aus den Nebenbläschen entwickelten Gebilden aber behalten die Nervenzellen ihre wandständige Lage, und die mit ihnen zusammenhängenden Fasern sind gegen den Innenraum der Höhlen gerichtet. Nur im Hirnstamm, also im verlängerten Mark, in den Vier- und Sehhügeln, ist daher ein die Fortsetzungen des centralen Canals umgebender grauer Beleg von weißer Markmasse umkleidet, am Hirnmantel dagegen wird das Mark außen von einer grauen Hülle bedeckt. So haben sich zwei Formationen grauer Substanz entwickelt. Die eine, das Höhlengrau, gehört dem Rückenmark und dem Hirnstamm, die andere, das Rindengrau, dem Hirnmantel an. Die erste dieser Formationen erfährt im Gehirn noch weitere Modificationen. Schon im obersten Theile des Rückenmarks nämlich wird die graue Substanz durch weiße Markmassen unterbrochen, indem einzelne Bündel der Rückenmarksstränge ihre Lagerung an der Peripherie der grauen Substanz nicht mehr regelmäßig innehalten. Im verlängerten Mark häuft sich diese Erscheinung so sehr, dass nur noch ein verhältnissmäßig kleiner Theil der grauen Masse als Bodenbeleg der Rautengrube die ursprüngliche Lagerung einhält, der größte Theil aber durch zwischentretende weiße Markfasern in einzelne Nester getrennt ist. Man pflegt solche von Mark umgebene Ansammlungen grauer Substanz graue Kerne zu nennen. Eine wesentliche Modification, die das centrale Grau des Rückenmarks beim Uebergang in das Gehirn erfährt, besteht sonach darin, dass sich aus ihm durch den Dazwischentritt weißer Mark-



Fig. 41. Querschnitt durch das Gehirn eines Fisches (Gadus lota) in der Region der Zweihügel, vergr. nach STIEDA. *d* Decke der Zweihügel. *v* Höhle derselben. *ts* graue Erhabenheit auf deren Boden (torus semicircularis Halleri). *a* Sylvische Wasserleitung. *li* lobi inferiores. *h* Hirnanhang (hypophysis). Weiter nach vorn münden die Höhlen der Zweihügel und der Sylvische Canal *a* im 3. Ventrikel zusammen; fernere Ausbuchtungen führen aus dem letzteren in die lobi inferiores.

massen eine weitere Formation grauer Substanz absondert, die man als Kernformation oder Kerngrau (Gangliengrau) bezeichnet. Die Kernformation liegt in der Mitte zwischen Höhlen- und Rindengrau. Geht man von der Centralhöhle aus, so trifft man zuerst auf Höhlengrau, hierauf kommt weiße Marksubstanz, dann Kernformation, dann nochmals Mark, und endlich das Grau der Rinde.

Die bisher beschriebene Entwicklung ist bei allen Wirbelthieren zugleich mit Lageänderungen der primitiven Hirnabtheilungen gegen einander verbunden, in Folge deren das ganze Gehirn nach vorn geknickt wird und die einzelnen Abtheilungen des Stammhirns eine gegen einander geneigte Stellung annehmen. Diese Knickung, unbedeutend bei den niedersten Classen, nähert sich bei den höheren Ordnungen der Säugethiere mehr und mehr einer rechtwinkligen Beugung (Fig. 36 S. 102). Außerdem wird die Form des Gehirns dadurch modificirt, dass einzelne Hirnabtheilungen, insbesondere das Vorder- und Hinterhirn, durch ihr beträchtliches Wachsthum andere verdecken. Der Krümmungen des centralen Nervensystems kann man hiernach drei unterscheiden, von denen die erste der Uebergangsstelle des Rückenmarks in das Gehirn entspricht, die zweite am Hinterhirn, die dritte am Mittelhirn auftritt (Fig. 42). Die Stärke dieser Krümmungen ist vorzugsweise durch das Wachsthum des Vorderhirns bedingt, daher mit der Entwicklung desselben die Kopfbeugung ungefähr gleichen Schritt hält[1]. In den Anfängen der Entwicklung liegt das Vorderhirn bei allen Wirbelthieren vor den übrigen Hirnabtheilungen, ohne dieselben zu bedecken. In dem Maße nun, als dieser Hirntheil durch sein Wachsthum die übrigen überflügelt, muss er, da sich seiner Ausdehnung nach vorn durch die Festheftung des Embryo an der Keimblase immer größere Widerstände entgegensetzen, nach hinten wachsend zunächst das Zwischenhirn, dann auch das Mittelhirn und endlich selbst das Cerebellum überwölben; hierbei folgt er zugleich der Kopfkrümmung, indem er mit seinem hintersten, das Mittel- und Hinterhirn bedeckenden Theile sich umbeugt. Je stärker die Hemisphäre wächst, um so weiter erstreckt sich der umgebogene Theil wieder gegen den Anfangspunkt seines Wachsthums zurück, um so mehr nähert sich also der um das Zwischenhirn beschriebene Bogen einem vollständigen Kreise. Auf diese Weise entsteht an der Stelle, wo die Hemisphäre dem Zwischenhirn als ihrem

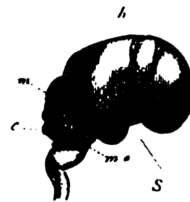


Fig. 42. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite, nach KÖLLIKER. *h* Hemisphäre. *m* Mittelhirn (Vierhügel). *c* Cerebellum. *mo* verl. Mark. *S* Sylvische Grube.

[1] HIS, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns. Abh. der sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. XV. 1890. S. 675.

Stammtheil aufsitzt, eine Vertiefung, die Sylvische Grube (*S* Fig. 42), die, wenn sich der Bogen des Wachsthums, wie es an den entwickeltsten Säugethiergehirnen der Fall ist, nahezu vollständig schließt, zu einer engen und tiefen Spalte wird.

Die Umwachsung des Hirnstamms durch das Vorderhirn zieht endlich als nothwendige Folge eine Umgestaltung der seitlichen Hirnkammern nach sich. Die letzteren, die ursprünglich, der Form des Hemisphärenbläschens entsprechend, einer Hohlkugel gleichen, buchten zuerst nach hinten und dann, sobald der Bogen der Hemisphärenwölbung wieder gegen seinen Ausgangspunkt zurückkehrt, nach unten und vorn sich aus. Dabei wächst die Außenwand des Seitenventrikels rascher als die innere oder mediane, die den Hirnstamm umgibt. In dieser befindet sich ein anfänglich aufrecht stehender Schlitz, der MONRO'sche Spalt (*a* Fig. 43), durch welchen die seitliche Hirnkammer mit der Höhle des Zwischenhirns, dem 3. Ventrikel, communicirt. Vor ihm sind die beiden Hemisphärenblasen durch eine Marklamelle verwachsen (*bd*). Indem nun das Vorderhirn die übrigen Hirntheile überwölbt, folgt der MONRO'sche Spalt samt seiner vorderen Grenzlamelle dieser Bewegung. Im entwickelten Gehirn hat er daher die Form eines um das Zwischenhirn geschlungenen Bogens. Er schließt sich übrigens bald in seinem hinteren Abschnitt, nur der vorderste Theil bleibt offen: durch diesen treten Gefäßhautfortsätze aus dem dritten Ventrikel in die seitliche Hirnkammer. Von der vor ihm gelegenen weißen Grenzlamelle wird das unterste Ende zur vorderen Hirncommissur (*k*), der übrige der Hemisphärenwölbung folgende Theil ist die Anlage des Gewölbes. Unmittelbar über dem letzteren werden dann die beiden Hemisphären durch ein mächtiges, queres Markband, den Balken oder die große Commissur (*g*), mit einander vereinigt; der über dem Balken

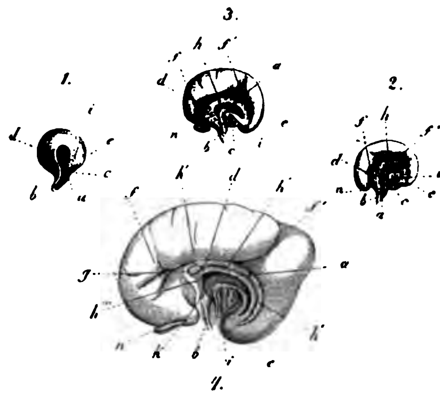


Fig. 43. Wachsthum des menschl. Vorderhirns, von der Medianseite gesehen, halb schematisch nach FR. SCHMIDT. *1.* Embryo aus der 6. Woche, *2.* aus der 8. Woche, *3.* aus der 10. Woche, *4.* aus der 16. Woche. *a* MONRO'scher Spalt. *b* bis *d* vordere Grenzlamelle desselben. *c* Hirnstiel. *e* unterer Hemisphärenlappen. *i* hintere Begrenzung des MONRO'schen Spaltes. *k* vordere Commissur. *g* Balken. *h* Randbogen. *h'* äußerer, *h''* innerer Theil desselben. *ff'* Längsfurche des Hemisphärenbläschens, welche die Bogenwindung begrenzt. *n* Riechlappen.

gelegene Theil der medianen Hemisphärenwand aber bildet ebenfalls einen Bogen, der durch eine besondere Furche *ff'* gegen seine Umgebung begrenzt ist: auf solche Weise entsteht der concentrisch zu dem Gewölbe verlaufende Randbogen (*h*), dessen vordere Abtheilung zur Bogenwindung wird, während die hintere in ein mit der Bogenwindung zusammenhängendes Gebilde übergeht, das von der medianen Seite her in die seitliche Hirnkammer vorragt und das Ammonshorn genannt wird. Auf die nähere Beschreibung dieser Theile, die erst im Säugethierhirn zur Entwicklung gelangen, werden wir unten zurückkommen.

2. Das Rückenmark der höheren Wirbelthiere.

Das Medullarrohr, aus dem sich das Rückenmark entwickelt, ist ursprünglich eine von Flüssigkeit erfüllte Röhre, deren Wandung auf ihrer inneren Seite von Bildungszellen bedeckt ist. Die letzteren wachsen und vermehren sich, einige nehmen den Charakter von Bindegewebszellen an und liefern eine formlose Intercellularsubstanz, andere werden zu Nervenzellen, indem sie Ausläufer sprossen lassen, die theils unmittelbar in die Fasern peripherer Nerven übergehen, theils sich unter fortgesetzter Spaltung in ein Endfasernetz auflösen. Indem alle diese Fasern vorzugsweise nach der Peripherie des Medullarrohrs hervorsprossen, rücken die zelligen Gebilde gegen das Centrum der Höhle hin (Fig. 44 und oben Fig. 9 S. 30). Entsprechend der bilateralen Symmetrie der Körperanlage sammeln sich von Anfang an sowohl die nervösen Zellen, wie die aus ihnen rechts und links hervorgehenden Nerven in symmetrische Gruppen. Jede dieser Gruppen zerfällt aber gemäß der Verbindung der Nerven mit zwei verschiedenen Theilen der Keimanlage wieder in zwei Unterabtheilungen. Diejenigen Zellen und Fasern, welche mit dem Hornblatt, der Uranlage der Sinneswerkzeuge und der sensibeln Körperbedeckung in Verbindung treten, ordnen sich in eine hintere, durch ihre Lage den ihnen zugetheilten

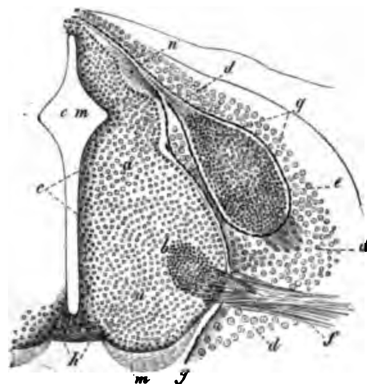


Fig. 44. Querschnitt des embryonalen Rückenmarks. (Vom Schafembryo, nach BIDDER und KUPFFER.) *cm* die in der Schließung begriffene Centralhöhle. *c* Epithel derselben. *a* die graue Substanz, welche fast den ganzen Querschnitt des Rückenmarks noch einnimmt. *b* Ursprungsstelle der vordern Wurzeln *f*. *e* Spinalganglion mit der aus ihm hervorkommenden hinteren Wurzel. *m* Anlage des Vorder- und Seitenstrangs. *n* Anlage des Hinterstrangs. *h* vordere Commissur. *g* Hülle des Spinalganglions und des Rückenmarks. *d* Anlage des Rückenmarks.

Keimgebilden genäherte Gruppe. Jene Nervenelemente, welche zur quergestreiften Muskulatur treten, sammeln sich in eine vordere, der animalen Muskelplatte entsprechende Gruppe. So kommt es, dass die durch den Zusammentritt der Zellen gebildete graue Substanz rechts und links in Gestalt einer hinteren und einer vorderen Säule auftritt, die rings um von weißer Markmasse umgeben sind. Man nennt diese Säulen nach der Form, die sie auf senkrechten Durchschnitten darbieten, die **hinteren** und die **vorderen Hörner**; eine besondere Abzweigung der letzteren bilden die **seitlichen Hörner**. In der Mitte hängt das hintere Horn jeder Seite mit dem vorderen zusammen.

Ebenso ordnen sich die austretenden Nervenwurzeln jederseits in zwei Reihen: in die **hinteren** oder **sensibeln** und in die **vorderen** oder **motorischen** (Fig. 44 *e* und *f*, Fig. 45 *H.W.* und *V.W.*). Die centrale Höhle nimmt in Folge dieser Wachsthumsverhältnisse zunächst die Gestalt eines Rhombus an, der sich nach vorn und hinten in eine Spalte fortsetzt (Fig. 44 *cm*). Bald schließt sich die hintere Spalte fast ganz, die vordere bleibt deutlicher, sie wird aber durch Nervenfasern geschlossen, die von einer Seite des Marks zur andern herüber-

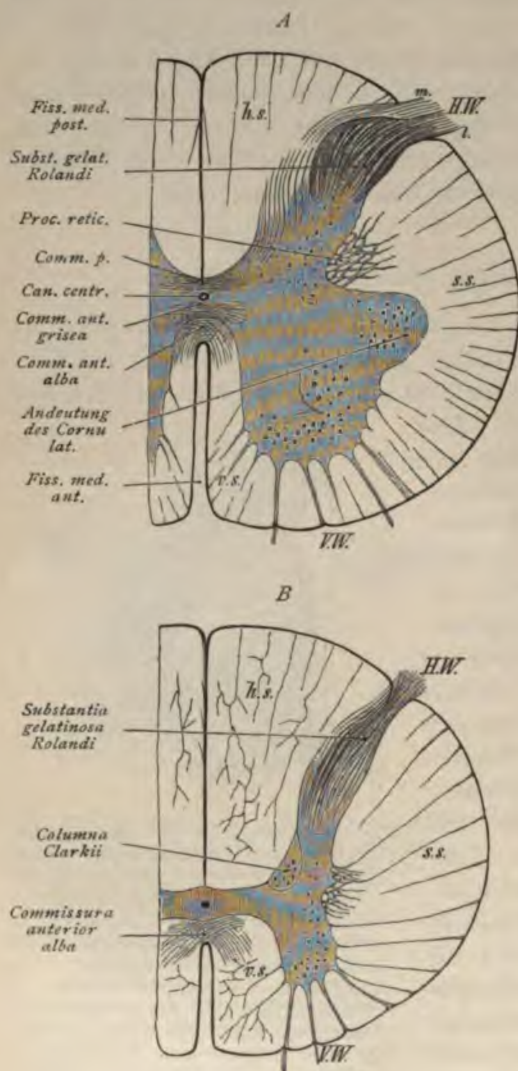


Fig. 45. Querschnitt des Rückenmarks vom Menschen, 9mal vergr. Nach GEGENBAUR. *A* aus der Lendenanschwellung, *B* aus dem Brusttheil des Rückenmarks.

tretend die vordere oder weiße Commissur bilden. Diese, die anfänglich nahe der vorderen Fläche liegt (Fig. 44 *h*), rückt allmählich in die Tiefe (Fig. 45). Hinter ihr bleibt der Rest der centralen Höhle als ein äußerst enger Canal, der Centralcanal des Rückenmarks, bestehen, um welchen die beiden Ansammlungen der grauen Substanz mit einander in Verbindung treten (Fig. 45 *A*). Durch die vordere und hintere Spalte (*Fiss. med. ant. et post.*) ist das Rückenmark in zwei symmetrische Hälften getrennt; jede dieser Hälften wird durch die austretenden Nervenwurzeln in drei Stränge geschieden (Fig. 45 *B*). Den zwischen der hinteren Medianspalte und der hinteren Wurzelreihe liegenden Markstrang nennt man den Hinterstrang (*hs*), den zwischen der vorderen Medianspalte und der vorderen Wurzelreihe liegenden den Vorderstrang (*vs*), endlich denjenigen, der zwischen den beiden Wurzelreihen in die Höhe zieht, den Seitenstrang (*ss*). In diesen Marksträngen verlaufen die Nervenfasern großentheils vertical in der Richtung der Längsaxe des Rückenmarks. Nur die Stelle im Grunde der vorderen Medianspalte wird von den oben erwähnten horizontal und schräg verlaufenden Kreuzungsfasern der vorderen Commissur eingenommen; ebenso sind in der Nähe der eintretenden Nervenwurzeln, als unmittelbare Fortsetzungen derselben in das Mark, horizontale und schräge Fasern zu finden. Die grauen Hörner sind von abweichender Gestalt, die vorderen sind breiter und kürzer, namentlich im Lendentheil des Rückenmarks, die hinteren länger und schmäler. In jenen findet sich eine Menge großer multipolarer Ganglienzellen, in diesen beobachtet man nur kleinere Zellen, auch besteht ein großer Theil der hinteren Hörner aus nervöser Punktsubstanz und den sie durchsetzenden Fibrillen. Hierdurch zeigen die hinteren Hörner namentlich gegen ihren äußeren Umfang ein helleres Ansehen; man pflegt diese Region die gelatinöse Substanz zu nennen (*Subst. gelat. Rolandi*). Nach innen von ihr bemerkt man, einer Ansammlung rundlicher Ganglienzellen entsprechend, beiderseits eine compactere Säule grauweißer Substanz, die sogenannten CLARKE'schen Säulen (Fig. 45 *B*), die sich vom Ende des Halsmarks an bis in die Lendenanschwellung erstrecken. Während die directen Ursprungspunkte der hinteren Wurzeln im Mark spärlicher mit nervösen Zellen ausgestattet scheinen als die der vorderen, findet sich dort ein Lager ansehnlicher bipolarer Ganglienzellen in den Verlauf der Nervenfasern nach ihrem Austritt aus dem Mark eingeschoben: es bildet die Spinalganglien der hinteren Wurzeln (*e* Fig. 44). Die hinteren Stränge sind nicht wie die vorderen durch weiße Markfasern verbunden, dagegen ziehen in der grauen Substanz hinter dem Centralcanal schmale Fasern von einem Hinterhorn zum andern: die hintere oder graue Commissur (*Com. post.*). Aehnliche graue Fasern umgeben den ganzen Centralcanal.

dessen Binnenraum von einer einfachen Lage Cylinderepithel bedeckt ist. Zu diesem ist ein kleiner Rest der ursprünglich die Höhle des Medullarrohrs auskleidenden Bildungszellen verwendet worden (Fig. 9 S. 30).

So lange die Entwicklung der Centralorgane auf die Ausbildung des Rückenmarks beschränkt bleibt, ist damit eine gewisse Gleichförmigkeit der gesammten Organisation nothwendig verbunden. Indem in der ganzen Länge des Rückenmarks dieselbe Anordnung der Elementartheile und dasselbe Ursprungsgesetz der Nervenfasern sich wiederholen, müssen auch die sensibeln Flächen und die Bewegungsapparate, die von jenem Centralorgane beherrscht sind, der nämlichen Gleichförmigkeit ihrer Verbreitung und Ausbildung unterworfen sein. So hat sich denn in der That beim Embryo, so lange sein centrales Nervensystem nur aus dem Medullarrohr besteht, noch keines der höheren Sinnesorgane entwickelt, die Anlagen der sensibeln Körperoberfläche und des Bewegungsapparates sind gleichförmig um die centrale Axe vertheilt; nur die Stelle, wo die stärkeren Nervenmassen zu den Hinterextremitäten hervorsprossen, ist schon frühe durch eine Erweiterung der Primitivrinne, den Sinus rhomboidalis, die nachherige Lendenanschwellung, angedeutet. Zu ihr gesellt sich später eine ähnliche, übrigens schwächere Verdickung des Medullarrohrs an der Abgangsstelle der vorderen Extremitätennerven, die Cervicalanschwellung[1]. Eine ähnliche Gleichförmigkeit der Organisation begegnet uns als bleibende Eigenschaft bei dem niedersten Wirbelthier, bei dem sich die Ausbildung des centralen Nervensystems auf das Medullarrohr beschränkt, dem Amphioxus lanceolatus. Die Sehorgane dieses hirnlosen Wirbelthieres bestehen aus einfachen lichtbrechenden und von Pigment umgebenen Zellen[2], das Geruchsorgan aus einer unpaaren becherförmigen Vertiefung am vorderen Leibesende, ein Gehörapparat ist nicht nachgewiesen. So sind hier gerade diejenigen Organe in ihrer Entwicklung zurückgeblieben, die für die erste Ausbildung der von dem Rückenmark sich absondernden höheren Centraltheile vorzugsweise bestimmend scheinen.

3. Das verlängerte Mark.

Bei den niederen Wirbelthieren ist der äußere Verlauf der Faserbündel noch wenig von dem im Rückenmark verschieden, nur die Hinterstränge lassen aus einander weichend die Rautengrube zu Tage treten (Fig. 37 und 38 S. 103), und auf Durchschnitten zeigen sich die grauen Hörner von

[1] Bei den Vögeln wird der Sinus rhomboidalis zeitlebens nicht durch Nervenmasse geschlossen und bleibt daher als eine hinten offene Grube bestehen, ähnlich wie bei allen Wirbelthieren die Fortsetzung des Centralcanals im verlängerten Mark, die Rautengrube.

[2] Vgl. unten Cap. VII, 3.

der centralen grauen Substanz getrennt und in den Verlauf der Vorder- und Hinterstränge hineingeschoben. Wie am Rückenmark, so kann man auch hier noch Vorder-, Seiten- und Hinterstränge unterscheiden; doch haben dieselben besondere Namen erhalten, weil sie theils durch den verwickelteren Verlauf der Fasern, theils durch das Auftreten von Ganglienkernen in ihrem Innern wesentlich von den entsprechend gelagerten Rückenmarkssträngen verschieden sind, auch großentheils nicht die unmittelbaren Fortsetzungen derselben darstellen. Die vorderen Stränge heißen Pyramiden; im unteren Theil ihres Verlaufs kreuzen sich deren Bündel, so dass die vordere Mittelspalte ganz zum Verschwinden kommt (Fig. 46 *A*, Fig. 47 *p*). Diese Kreuzung erscheint wie eine mächtigere Wiederholung

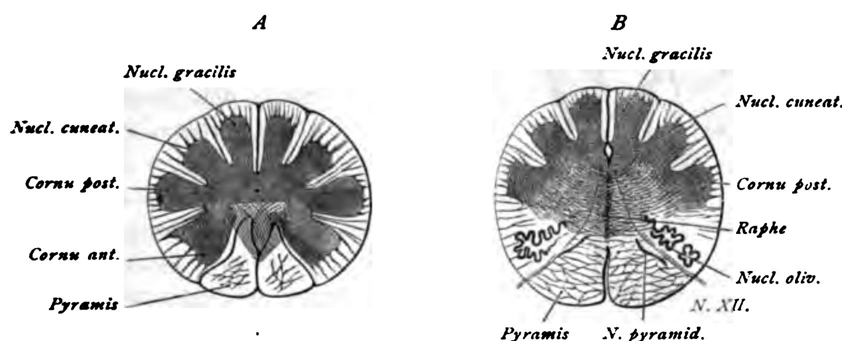


Fig. 46. Querschnitte des verl. Marks vom Menschen, 2mal vergr. Nach GEGENBAUR. *A* aus dem unteren Theil desselben, *B* aus dem oberen Theil nahe vor Eröffnung der Rautengrube.

der in der vorderen Commissur stattfindenden Kreuzung der Vorderstränge des Rückenmarks. An ihrem oberen Ende, wo die Pyramiden einen bandförmigen Streifen grauer Substanz einschließen (*N. pyramid.* Fig. 46 *B*), werden dieselben zu beiden Seiten von den sogenannten Oliven begrenzt (Fig. 46 *B*, Fig. 47 *o*); letztere sind durch einen mächtigen Ganglienkern, der auf Durchschnitten eine gezahnte Gestalt besitzt (*nd*) und daher der gezahnte Kern (nucleus dentatus) heißt, zu deutlich hervortretenden Erhabenheiten ausgedehnt. Die vertical aufsteigenden Faserbündel, von denen diese Kerne umschlossen sind, pflegt man als Hülsenstränge zu bezeichnen. Die Seitenstränge (*s* Fig. 47 und 48) werden vom unteren Ende des verlängerten Marks an schwächer, um endlich ungefähr in der Höhe, in der sich die Rautengrube eröffnet, ganz in der Tiefe zu verschwinden. Dafür nehmen die Hinterstränge äußerlich an Umfang zu; im unteren Abschnitt der medulla oblongata werden sie durch eine seichte Furche in eine innere und äußere Abtheilung, den zarten und keilförmigen Strang (*fg* und *fc* Fig. 48) geschieden, welche am unteren

Ende der Rautengrube kolbige Anschwellungen besitzen, die von grauen Kernen in ihrem Innern herrühren (*Nucl. gracil.* und *cuneatus* Fig. 46). Weiter nach oben scheinen sich dann beide Abtheilungen in die Stränge fortzusetzen, die beiderseits die Rautengrube begrenzen: die strickförmigen Körper (*pi* Fig. 48). Sie sind der Masse nach die bedeutendsten Stränge des verlängerten Marks, enthalten ebenfalls graue Kerne in ihrem Innern und zeichnen sich durch den verschlungenen, geflechtartigen Verlauf ihrer Fasern aus. Nach oben treten die strickförmigen Körper vollständig in das Mark des kleinen Gehirns ein, sie bilden die unteren Stiele dieses Organs. Zwischen ihnen kommen auf dem Boden der Rautengrube, unmittelbar bedeckt von der Höhlenformation der grauen Substanz, zwei Stränge zum Vorschein, welche äußerlich als die Fortsetzungen der nach vorn vom Centralcanal gelegenen Theile des Rückenmarks, also der Vorderhörner und der in der Tiefe gelegenen Theile der Vorderstränge, erscheinen. Diese den Boden der Rautengrube ausfüllenden, zumeist aus grauer Substanz bestehenden Gebilde heißen wegen ihrer convex gewölbten Form die runden Stränge oder runden Erhabenheiten (eminentiae teretes, *et*); ihre

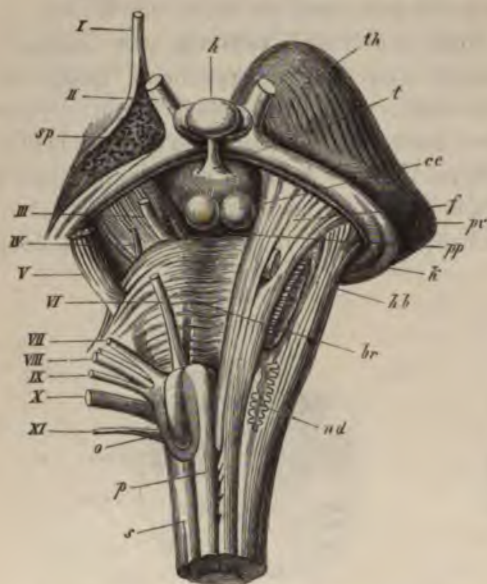


Fig. 47. Vordere Ansicht des verlängerten Marks vom Menschen, mit der Brücke und den angrenzenden Theilen der Hirnbasis. Links ist die Fortsetzung der Rückenmarkstränge durch die Brücke in den Hirnschenkel durch Zerfaserung dargestellt und die untere Fläche des Sehhügels bloßgelegt. *p* Pyramide. *o* Olive. *s* Seitenstrang. *nd* gezahnter Kern der Olive. *br* Hirnbrücke. *f* Fuß des Hirnschenkels. *hb* Haube des Hirnschenkels. Beide sind durch ein tiefes Querfaserbündel der Brücke, welches quer durchschnitten wurde, von einander getrennt. *cc* weiße Hügelchen (corpora candicantia). *t* grauer Hügel mit dem Hirntrichter. *h* Hirnanhang. *th* Sehhügel. *pv* Polster (pulvinar) des Sehhügels. *k* Kniehöcker. *sp* vordere durchbrochene Substanz. *pp* hintere durchbrochene Substanz. *I—XI* erster bis elfter Hirnnerv. *I* Riechnerv. *II* Sehnerv. *III* gemeinsamer Augenmuskelnerv (Oculomotorius). *IV* oberer Augenmuskelnerv (Trochlearis). *V* dreigetheilter Hirnnerv (Trigeminus). *VI* äußerer Augenmuskelnerv (Abducens). *VII* Antlitznerv (Facialis). *VIII* Hörnerv (Acusticus). *IX* Zungenschlundkopfnerv (Glossopharyngeus). *X* Lungenmagennerv (Vagus). *XI* Beinerv (Accessorius).

graue Substanz hängt mit den meisten Nervenkernen des verlängerten Marks zusammen, doch sind einzelne der letzteren in Folge der Zerklüftung des Marks durch weiße Stränge weiter von der Mittellinie entfernt und isolirt worden. Zu allen hier geschilderten Gebilden kommt noch schließlich als weitere Folge der veränderten Structurbedingungen eine neue Formation von Fasergruppen, die in querer Richtung das Mark umschlingt, zum Theil in die vordere Mittelspalte sowie in die Furche zwischen den Pyramiden und Oliven eintritt, zum Theil über die Rautengrube hinzieht: das zonale Fasersystem (stratum zonale, fibrae arcuatae, *g*).



Fig. 48. Hintere Ansicht des verl. Marks vom Menschen mit den Vier- und Sehhügeln und den Kleinhirnschenkeln. Auf der rechten Seite ist die Ausstrahlung der Kleinhirnschenkel im kleinen Gehirn dargestellt. *fg* zarter Strang (funiculus gracilis). *fc* keilförmiger Strang (fun. cuneatus). *s* Seitenstrang. Indem diese Stränge divergiren, lassen sie die Rautengrube hervortreten, auf deren Boden die runden Erhabenheiten *et*, in der Mitte durch eine Längsfurche getrennt, sichtbar sind. *g* Gürtelfasern (fibrae arcuatae). *pi* untere Kleinhirnstiele (strickförmige Körper). *pm* mittlere Kleinhirnstiele (Brückenarme). *ps* obere Kleinhirnstiele (Bindearme des kl. Gehirns zum großen). *t* hinteres, *n* vorderes Vierhügelpaar (testes und nates). *tn* hintere Vierhügelarme. *th* Sehhügel. *k* innerer, *k'* äußerer Kniehöcker. *z* Zirbel (conarium). *vm* vorderes Marksegel.

In Folge der erörterten Verhältnisse hält im verlängerten Mark der äußere Ursprung der peripheren Nerven nicht mehr die einfache Regel ein wie im Rückenmark, sondern die Nervenwurzeln erscheinen mehr oder weniger verschoben. Zwar treten sie noch annähernd in zwei Längsreihen, einer vorderen und hinteren, hervor; aber nur aus der vorderen Seitenfurche kommen ausschließlich motorische Wurzelfasern, die des zwölften Hirnnerven oder Zungenfleischnerven, aus der hinteren oder wenigstens ihr sehr genähert entspringen sowohl sensible wie motorische Bündel, nämlich die Wurzeln aller übrigen Hirnnerven, mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven und der beiden vorderen, ebenfalls in ihrem Ursprung weiter nach vorn verlegten Augenmuskelnerven (vgl. Fig. 47 und 52)[1].

[1] Nerv. oculomotorius und trochlearis. Der dritte Augenmuskelnerv (abducens) entspringt noch aus dem vordersten Theil des verlängerten Marks.

4. Das Kleinhirn.

Am vorderen Ende des verlängerten Marks tritt eine weitere wesentliche Umgestaltung der bisherigen Formverhältnisse ein durch das hier aus der Anlage des dritten Hirnbläschens hervorgewachsene Kleinhirn. Dieses entfernt sich auf der niedrigsten Stufe seiner Bildung (Fig. 37 u. 38) äußerlich noch wenig von der Beschaffenheit seiner ursprünglichen Anlage: es überbrückt als eine quere Leiste das obere Ende der Rautengrube und nimmt beiderseits die strickförmigen Körper in sich auf, während nach oben eine Markplatte zum Mittelhirn aus ihm entspringt (Fig. 40, S. 105), beiderseits aber quere Faserzüge hervorkommen, die gegen die untere Fläche des verlängerten Marks verlaufen und sich theils mit einander, theils mit den senkrecht aufsteigenden Faserzügen der Pyramiden- und Olivenstränge kreuzen. Diese Verbindungsverhältnisse bleiben, auch nachdem das Kleinhirn eine weitere Ausbildung erlangt hat, die nämlichen. Die aus den strickförmigen Körpern in dasselbe eintretenden Bündel sind die unteren Kleinhirnstiele (processus ad med. oblongatam, *pi* Fig. 48), die aus ihm nach oben zum Mittelhirn tretenden Markfasern sind die oberen Kleinhirnstiele (processus ad corpora quadrigemina oder ad cerebrum, *ps*). Die letzteren werden durch eine dünne Markplatte vereinigt, welche die Rautengrube von oben bedeckt: das obere Marksegel (velum medullare superius, *vm*); dasselbe verbindet unmittelbar das Mark des kleinen Gehirns mit der nächsten Hirnabtheilung, dem Mittelhirn oder den Vierhügeln. Die aus den beiden Seiten des Kleinhirns hervorkommenden Markstränge endlich bilden die mittleren Kleinhirnstiele oder Brückenarme (processus ad pontem, *pm*). Das durch die Vereinigung der letzteren und ihre Kreuzung mit den longitudinal aus dem verlängerten Mark aufsteigenden Marksträngen an der Basis des Hinterhirns entstehende Gebilde wird die Brücke (pons Varoli, *br* Fig. 47) genannt. Sie stellt ein Verbindungsglied dar einerseits in longitudinaler Richtung zwischen Nachhirn und Mittelhirn, anderseits in horizontaler zwischen den beiden Seitenhälften des Cerebellum. Aber während die vorderen und hinteren Kleinhirnstiele schon bei der primitivsten Ausbildung des Kleinhirns deutlich zu beobachten sind, gewinnen die mittleren erst in Folge der fortgeschrittenen Entwicklung dieses Hirntheils, namentlich seiner Seitentheile, eine solche Mächtigkeit, dass dadurch die Brücke als besonderes Gebilde hervortritt. Noch bei den Vögeln bemerkt man an der Stelle derselben fast nur die longitudinalen Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verlängerten Marks (Fig. 49 *B*). Von den Stellen an, wo die Stiele des Kleinhirns hinten, vorn und seitlich in dasselbe eintreten, strahlen die Markfasern gegen die Oberfläche dieses Organs aus.

Die morphologische Ausbildung des Cerebellum vollzieht sich verhältnissmäßig frühe. Bei allen Wirbelthieren ist dieser hintere Abschnitt des Hirnmantels von grauer Rinde bedeckt, die deutlich von der das Innere einnehmenden Markfaserstrahlung geschieden ist, und schon bei den niedersten Wirbelthieren, den Fischen, zerfällt die Rinde des Kleinhirns in einige durch ihre verschiedene Färbung ausgezeichnete Schichten. Im Cerebellum der Amphibien finden sich bereits Gruppen von Nervenzellen als erste Spuren von Ganglienkernen in den Verlauf der Markfasern eingeschoben; diese mehren sich bei den Vögeln, während zugleich an der Rinde die Schichtenbildung deutlicher ist und durch Faltung der Oberfläche eine Massezunahme der Rindenelemente möglich wird (Fig. 40 und 49).

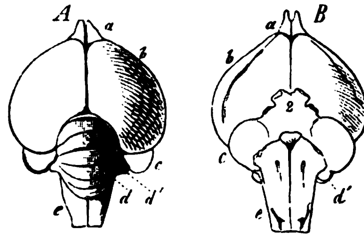


Fig. 49. Gehirn des Haushuhns, nach C. G. CARUS. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechkolben. *b* Großhirn. *c* Zweihügel. *d* Kleinhirn. *d'* dessen rudimentäre Seitentheile. *e* verl. Mark. *2* Nerv. opticus.

Eine weitere Formentwicklung erfährt endlich das Cerebellum bei den Säugethieren, indem neben einem unpaaren mittleren Theil, der wegen seiner in quere Falten gelegten Oberfläche den Namen des Wurmes trägt, stärker entwickelte symmetrische Seitentheile vorhanden sind, die freilich bei den niedersten Säugern noch hinter dem Wurm zurücktreten, bei den höheren aber denselben von allen Seiten umwachsen (Fig. 50). Mit den Seitentheilen entwickeln sich auch die bei den niederen Wirbelthieren nur als schwache Querfaserzüge zur medulla oblongata angedeuteten Brückenarme zu größerer Mächtigkeit. Die Querfalten der grauen Oberfläche nehmen an Menge zu und bieten auf Durchschnitten das Bild einer zierlichen Baumverzweigung, genannt Lebensbaum (arbor vitae, *av* Fig. 50). Zugleich treten in der Markfaserstrahlung mächtigere Ganglienkerne auf. So findet sich in jeder Seitenhälfte ein dem Olivenkern ähnlicher gezahnter Kern (nucleus dentatus cerebelli, *cn*). Andere Nester grauer Substanz von

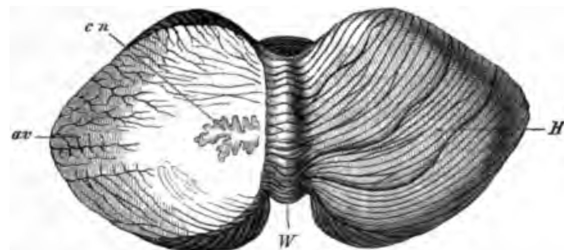


Fig. 50. Obere Ansicht des Kleinhirns vom Menschen. Auf der linken Seite ist durch einen Schrägschnitt der gezahnte Kern *cn* und der Lebensbaum *av* bloßgelegt. *W* Wurm. *H* rechte Hemisphäre.

analoger Bedeutung sind in der Brücke zerstreut; ihre Zellen sind zwischen den verschiedenen hier sich kreuzenden Faserbündeln eingeschoben.

5. Das Mittelhirn.

Das Mittelhirn, die den Vierhügeln der Säugethiere, den Zweihügeln oder lobi optici der niederen Wirbelthiere entsprechende Abtheilung des Hirnstamms (*t*, *n* Fig. 48, *d* Fig. 37), enthält, da es kein Nebenbläschen, also keinen Manteltheil entwickelt, nur zwei Formationen grauer Substanz, Höhlen- und Kernformation. Die erstere umgibt als eine Schichte von mäßiger Dicke die Sylvische Wasserleitung; die vordersten Nervenkerne (des Oculomotorius, Trochlearis und der oberen Quintuswurzel) stehen mit ihr in Verbindung. Ganglienkerne finden sich theils innerhalb der Zwei- oder Vierhügel, theils in den Verlauf der unter der Sylvischen Wasserleitung hingehenden Markstränge eingestreut. Diese paarigen, in der Mitte aber zusammenhängenden Markmassen, die zunächst als Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verlängerten Marks erscheinen, dann aber sich durch weitere longitudinale Faserzüge aus den Vier- und Sehhügeln verstärken, werden während ihres ganzen Verlaufs von der medulla oblongata an bis zum Eintritt in die Hemisphären die Hirnschenkel genannt. Das Säugethierhirn enthält in dem zum Mittelhirngebiet gehörigen Theil der Hirnschenkel zwei deutlich umschriebene Ganglienkerne, von denen der eine, durch seine dunkle Färbung ausgezeichnet, die schwarze Substanz (substantia nigra, SÖMMERING) heißt (*sn* Fig. 51). Er trennt jeden Hirnschenkel in einen unteren, zugleich mehr nach außen gelegenen Theil, den Fuß (basis pedunculi, *f* Fig. 51 und 47), und in einen oberen, mehr der Mittellinie genäherten Theil, die Haube oder Decke (tegmentum pedunculi, *hb* ebend.). Der oberste und innerste Theil der Haube, der als ein am vorderen Ende schleifenförmig gewundenes Markband unmittelbar die Vierhügel trägt, wird Schleife (laqueus) genannt (*sl* Fig. 51). Ein zweiter Kern befindet sich inmitten der Haube und wird, ebenfalls wegen seiner Farbe, als der rothe Kern derselben (nucleus tegmenti) bezeichnet (*hb* Fig. 56). Auf den Hirnschenkeln sitzen nun die Vierhügel (*v* Fig. 51), nach hinten mit dem oberen Kleinhirnstiel zusammenhängend, nach vorn und seitlich Markfasern abgebend, die theils der Haube des Hirnschenkels sich beimischen, theils in die Sehhügel übergehen, theils endlich die Ursprünge der Sehnerven bilden. Die Verbindung mit den Sehhügeln und mit den Sehnerven wird bei den Säugethieren durch die Vierhügelarme vermittelt (*ta* Fig. 48). Das vordere Vierhügelpaar hängt nämlich durch die vorderen Arme mit den Sehhügeln, das hintere durch die hinteren Arme mit dem inneren Kniehöcker zusammen.

In dem Zwischenraume zwischen vorderem Vierhügelpaar und hinterem Ende der Sehhügel liegt die Zirbel (conarium) eingesenkt (*z* Fig. 48 und 51), in die dereinst DESCARTES den »Sitz der Seele« verlegte. Sie ist ein gefäßreiches Gebilde, dem genetisch wahrscheinlich die Bedeutung eines rudimentären Organs zukommt: man vermuthet in ihm den centralen Rest eines median gelegenen Sehorgans der Urwirbelthiere. Bei den Säugethieren sind die Vierhügel, wie schon oben (S. 105) bemerkt, vollkommen solide Gebilde. Sie sind durch eine Markplatte verbunden, die nach hinten unmittelbar in das obere Marksegel und nach vorn in die an der Grenze zwischen Vier- und Sehhügeln gelegene hintere Commissur übergeht (*cp* Fig. 53).

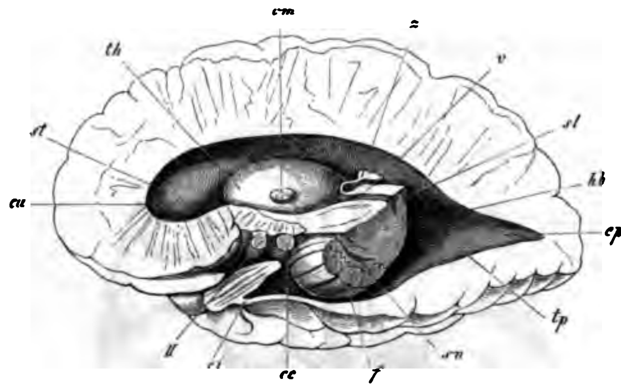


Fig. 51. Hirnschenkel und seitliche Hirnkammer der rechten Hemisphäre vom Menschen. *f* Fuß des Hirnschenkels. *sn* schwarze Substanz. *hb* Haube. *sl* Schleife. *v* Vierhügelplatte. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* mittlere Commissur. *cc* Corpus candicans. *st* Streifenhügel. *ca* vorderes, *cp* hinteres, *ci* unteres Horn der seitlichen Hirnkammer. *tp* Balkentapete. *II* Sehnerv.

6. Das Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn oder Sehhügelgebiet (thalami optici) steht bei allen niederen Wirbelthieren an Größe hinter dem Mittelhirn zurück (*f* Fig. 37, S. 103). Erst bei den Säugethieren übertrifft es das letztere (*th* Fig. 47, 48 und 51); doch erstreckt sich bei den Fischen eine paarige Verlängerung des Zwischenhirns nach unten zur Hirnbasis und tritt hier in Gestalt zweier halbkugeliger Erhabenheiten hervor, die unter den lobi optici und etwas nach vorn von denselben liegen: die unteren Lappen (lobi inferiores) des Fischgehirns (*li* Fig. 41, S. 106). Sie enthalten einen Hohlraum, der mit dem dritten Ventrikel, jener spaltförmigen Oeffnung, die in Folge des vorderen Deckenrisses das Zwischenhirn in die beiden thalami trennt, in Verbindung steht. Wo die lobi inferiores zusammenstoßen, hängt an ihnen ein unpaares Gebilde, der Hirnanhang (hypophysis cerebri, ebend. *h*), das nur in seiner oberen Hälfte eine Ausstülpung

des Zwischenhirns, in seiner unteren ein Rest embryonalen Gewebes ist, das ursprünglich dem oberen Ende des Schlundes angehörte und bei der Entwicklung der Schädelbasis mit dem Zwischenhirn verbunden blieb. Die Hypophysis bleibt auch bei den höheren Wirbelthieren bestehen, bei denen in Folge der mächtigeren Entwicklung der Hirnschenkel die lobi inferiores ganz verschwunden sind (*h* Fig. 52). Hier kommt die gangliöse Substanz des Zwischenhirns an der Hirnbasis nur noch zwischen den aus einander weichenden Hirnschenkeln in Gestalt einer grau gefärbten Erhabenheit, des grauen Höckers (tuber cinereum), zum Vorschein, der nach vorn gegen die Hypophysis hin mit einer trichterförmigen Verlängerung, dem Hirntrichter* (infundibulum), zusammenhängt (*i* Fig. 38, *t* Fig. 47). Der Trichter enthält eine enge Höhle, die nach oben mit dem dritten Ventrikel communicirt. Der Eintritt kleiner Blutgefäße verleiht der grauen Substanz zwischen den Hirnschenkeln ein siebförmig durchbrochenes Ansehen, daher man diese Stelle als hintere durchbrochene Platte bezeichnet (lamina perforata posterior, *pp* Fig. 52 u. 47). Bei den Säugethieren schließen sich an den Boden des Zwischenhirns zwei markige Erhabenheiten, die weißen Hügel (corpora candicantia oder mammillaria) an (*cc*). Wie Trichter und

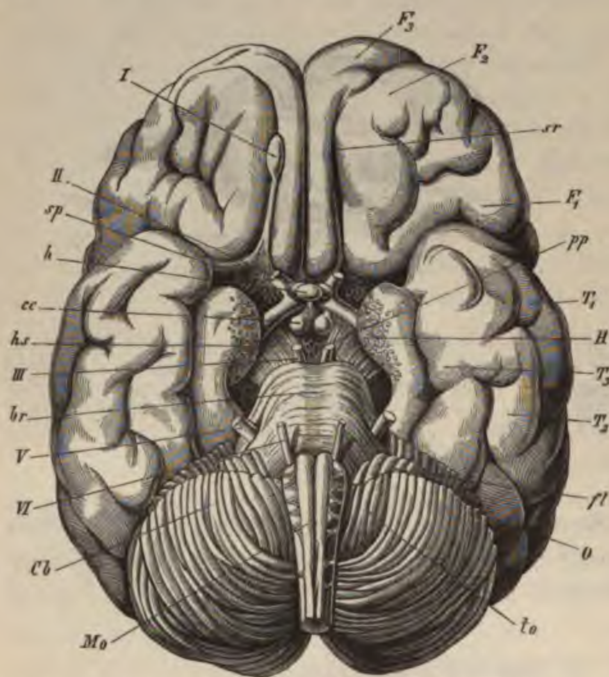


Fig. 52. Basis des menschlichen Gehirns. *Mo* verl. Mark. *Cb* untere Fläche des Kleinhirns. *fl* Flocke. *to* Tonsille. *br* Brücke. *hs* Hirnschenkel. *cc* weiße Hügelchen. *h* Hirnanhang. *sp* vordere durchbrochene Substanz (Riechfeld). *pp* hintere durchbrochene Substanz (zwischen den auseinander weichenden Hirnschenkeln). *I* Riechnerv mit dem bulbus olfactor. (Auf der linken Hirnseite ist derselbe entfernt.) *II* Sehnerv. *III* Nerv. oculomotorius. *V* Trigeminus. *VI* Abducens. F_3 untere Stirnwindung. F_2 mittlere Stirnwindung. *sr* Riechfurche. F_1 obere Stirnwindung. T_1 obere, T_2 mittlere und T_3 untere Schläfenwindung. *O* Hinterhauptswindung. *H* hippokampischer Lappen.

Hypophysis nach vorn, so begrenzen sie, unmittelbar vor dem Abschluss der Brücke gelegen, den grauen Hügel nach hinten; ihre genetische Bedeutung ist noch unbekannt.

Gleich dem Mittelhirn enthält auch das Zwischenhirn die graue Substanz theils als Höhlen-, theils als Kernformation. Zunächst ist nämlich der Hohlraum des dritten Ventrikels von einem grauen Beleg bekleidet, welcher zugleich einen dünnen, die beiden Sehhügel vereinigenden Markstrang überzieht, die mittlere Commissur genannt (Fig. 51 *cm*). Dieses Höhlengrau des dritten Ventrikels erstreckt sich bis an die Hirnbasis herab, wo es in den grauen Höcker und Trichter unmittelbar übergeht. Außerdem aber sind im Innern der Sehhügel mehrere durch Markmassen von einander getrennte Ganglienkerne eingestreut (Fig. 56 *th*). Ebensolche sind in zwei kleineren hügelähnlichen Erhabenheiten zu finden, die bei den Säugethieren den hinteren Umfang des Sehhügels begrenzen und äußerlich mit demselben zusammenhängen, in dem äußeren und inneren Kniehöcker (*k' k* Fig. 48 S. 115). Mit beiden Kniehöckern ist der Ursprung des Sehnerven verwachsen, in den inneren geht außerdem der vordere Vierhügelarm über. Während der vordere und äußere Umfang des Sehhügels sich sanft abgedacht zeigt, ist nach hinten die obere von der unteren Fläche desselben durch einen wulstigen Rand geschieden, das Polster (pulvinar, *pv* Fig. 47).

7. Das Vorderhirn.

a. Die Hirnhöhlen und ihre Umgebung.

Das Vorderhirn sitzt in den Anfängen seiner Entwicklung dem Zwischenhirn als eine ursprünglich einfache, später, in Folge der Fortsetzung des vorderen Deckenrisses auf dasselbe, paarige Blase auf, deren beide Hälften am Boden zusammenhängen. An der Stelle, wo der Deckenriss des Zwischenhirns sich in die Längsspalte der Hemisphären fortsetzt, steht ursprünglich der dritte Ventrikel mit den Aushöhlungen der beiden Hemisphärenbläschen in offenem Zusammenhang. Bei allen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Fische, deren Hemisphären solide Gebilde sind (S. 105), wuchert der Gefäßfortsatz, der in den Hohlraum des Zwischenhirns sich einsenkt, aus diesem in die beiden Hemisphärenbläschen. Indem nun das Zwischenhirn durch Nervenmasse so ausgefüllt wird, dass nur der dritte Ventrikel übrig bleibt, verschließen sich auch jene Communicationsöffnungen bis auf zwei sehr enge Zugänge am vordern Ende des dritten Ventrikels, die den Eintritt der Gefäße in die beiden Hirnkammern gestatten, die MONRO'schen Oeffnungen (*mo* Fig. 53), die Reste der ursprünglichen

MONRO'schen Spalten (Fig. 43, S. 108). Sie sind vorn durch eine Markscheidewand von einander getrennt, welche die hintere Vereinigungsstelle der beiden Hemisphärenblasen darstellt. Der Boden dieser Scheidewand wird meist durch stärkere Markbündel gebildet, die von der einen Seite zur andern ziehen, die vordere Commissur (*ca*). Schon bei den Reptilien, noch mehr bei den Vögeln und Säugethieren wachsen die Hemisphären so bedeutend, dass das Zwischenhirn von ihnen mehr oder weniger vollständig überwölbt wird. In Folge dessen buchten sich auch die seitlichen



Fig. 53. Medianschnitt des menschlichen Gehirns. *r* Rautengrube. *br* Hirnbrücke. *cc* Corpus candicans. *rd* absteigende, *ra* aufsteigende Wurzel des Gewölbes. *h* Hypophysis. *II* Sehnerv. *ca* vordere Commissur. *cb* weiße Bodencommissur. *mo* MONRO'sche Oeffnung. *bk* Balken. *sp* durchsichtige Scheidewand (septum pellucidum). *f* Gewölbe (fornix). *cm* mittlere Commissur. *th* Sehhügel. *cp* hintere Commissur. *z* Zirbel. *v* Vierhügel. *m* vorderes Marksegel. *W* Wurm des Cerebellum mit dem Lebensbaum. F_3 untere Stirnwindung. *Gf* Bogenwindung (gyrus fornicatus). *C* Begrenzungsfurche der Bogenwindung (fissura callosomarginalis). *R* ROLANDO'sche Furche. *Vc* vordere Centralwindung. *Hc* hintere Centralwindung. *H* hippokampischer Lappen. *U* Hakenwindung (gyrus uncinatus). *Pr* Vorzwickel (Praecuneus). *O* senkrechte Occipitalfurche. *Cn* Zwickel (Cuneus). *O'* horizontale Occipitalfurche. *α*, *β* Richtungen der in Fig. 56 dargestellten Querschnitte.

Hirnkammern nach hinten aus, und es erscheinen nun die Sehhügel nicht mehr als ein hinter den Hemisphären gelegener Hirntheil, sondern als Hervorragungen, die mit dem größten Theil ihrer Oberfläche in die seitlichen Hirnkammern hineinragen und nur noch mit ihrer inneren Seite dem dritten Ventrikel zugekehrt sind.

Im Vorderhirn kommt die graue Substanz in ihren drei Formationen vor: als Höhlengrau bedeckt sie die Wände des dritten Ventrikels, also

namentlich die demselben zugekehrten innern Flächen der Sehhügel und die Höhle des Trichters, sowie dessen ganze Umgebung; als Gangliengrau bildet sie ansehnliche Massen, die in den Verlauf der unter dem Sehhügel hervorkommenden Fortsetzungen der Hirnschenkel eingesprengt sind; als Rindengrau überzieht sie den ganzen Hemisphärenmantel. Durch die Lagerung dieser grauen Substanzanhäufungen und ihr Verhältniss zu den Markfaserstrahlungen ist wesentlich die Structur des Vorderhirns bedingt. Bei allen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Fische und Amphibien, bilden die Ganglienkerne auf dem Boden der seitlichen Hirnkammern hügelähnliche Hervorragungen, aus denen die Markfasern gegen die Hemisphärenoberfläche ausstrahlen.

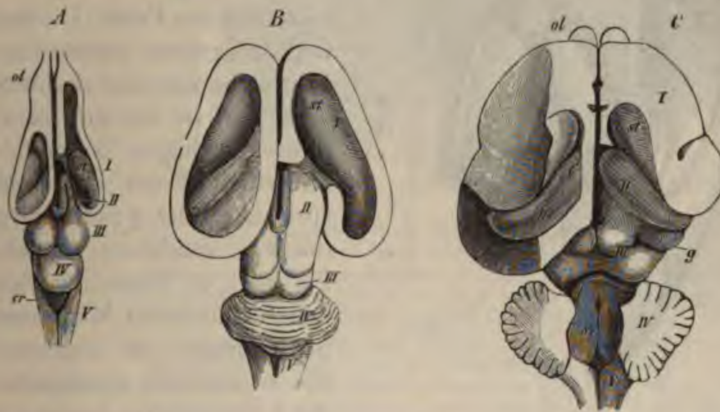


Fig. 54. Differenzirung der Hirnganglien, nach GEGENBAUR. *A* Gehirn einer Schildkröte, *B* eines Rinderfötus, *C* einer Katze. Links ist das Dach der seitlichen Hirnkammer abgetragen, rechts außerdem das Gewölbe entfernt; in *C* ist zugleich an der linken Seite der Uebergang des Gewölbes in das Ammonshorn bloßgelegt. *I* Großhirn. *II* Thalami optici. *III* Lobi optici oder Vierhügel. *IV* Cerebellum. *V* verl. Mark. *ol* Riechkolben. *st* Streifenhügel. *f* Gewölbe. *h* (in *C*) Ammonshorn. *g* (ebend.) Kniehöcker. *sr* Rautengrube.

Die tiefste Lage des Bodens der Hirnkammern wird demnach durch die Fortsetzungen der divergirend nach oben tretenden Hirnschenkel gebildet. Auf ihnen ruhen zunächst die Sehhügel, aus welchen sich den unter ihnen nach vorn und außen tretenden Hirnschenkelbündeln weitere verstärkende Markmassen beimischen. In diese Endausstrahlungen des Hirnschenkels am vorderen und äußeren Umfang des Sehhügels sind dann nochmals umfangreiche Ganglienkerne eingestreut, welche bewirken, dass sich der Boden des Seitenventrikels als ein ansehnlicher Hügel erhebt, der den Sehhügel vorn und außen umfasst, der Streifenhügel (corpus striatum, *st* Fig. 54 und 55). Sein vor dem Sehhügel gelegenes kolbenförmiges Ende heißt der Kopf, der schmälere den äußeren

Umfang des Sehhügels umgebende Theil der Schweif. Die Oberfläche dieses mit dem Sehhügel den ganzen Boden der Seitenkammer ausfüllenden Körpers wird in ziemlich dicker Lage von grauer Substanz bedeckt, während der Sehhügel auf seiner in die Seitenkammer hineinragenden Oberfläche von einer weißen Markschichte überzogen ist. An der Grenze zwischen Seh- und Streifenhügel liegt ein schmales Markband, der Grenzstreif (stria cornea, *sc* Fig. 55). Die Ganglienkerne des Streifenhügels bilden bei den Säugethieren drei Anhäufungen von charakteristischer Form. Die eine hängt mit der grauen Bedeckung dieses Hügels unmittelbar zusammen und wird, weil sie der um die Peripherie des Sehhügels bogenförmig geschweiften Form desselben entspricht, als der geschweifte Kern (nucleus caudatus) bezeichnet (*st* Fig. 56); er bildet mit den unter ihm beginnenden Markmassen den Streifenhügel im engeren Sinne. Ein zweiter sehr ansehnlicher Kern, der Linsenkern (nucleus lentiformis) liegt nach außen vom vorigen (*lk*); sein verticaler Durchschnitt bildet ein Dreieck, dessen Spitze gegen den innern Rand des Streifenhügels gekehrt ist, während seine Basis weit nach außen in das Hemisphärenmark hineinreicht. Die graue Substanz des Linsenkerns ist durch zwischentretendes Mark in drei Glieder, zwei äußere von bandförmiger, ein inneres von dreieckiger Form, geschieden. Der dritte Streifenhügelkern findet sich nach außen vom Linsenkern als ein schmaler ebenfalls bandförmiger Streifen, der das dritte Glied des Linsenkerns umfasst: der bandförmige Kern (nucleus taeniaeformis) oder wegen seiner nahen Lage an der Hirnoberfläche die Vormauer (claustrum) genannt (*cl*). Nach

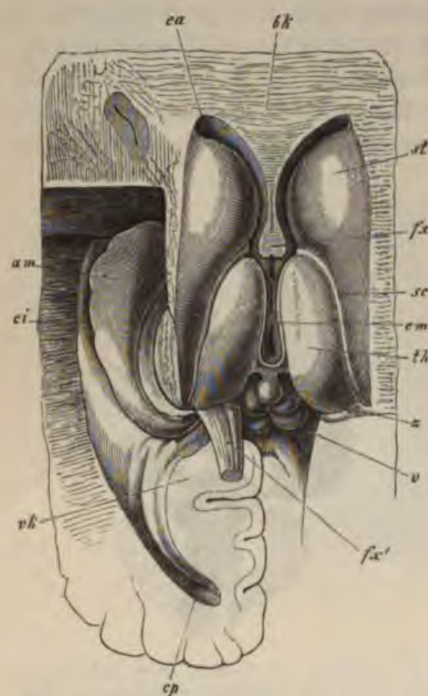


Fig. 55. Die Hirnhügel des Menschen, zum Theil nach ARNOLD. Links ist zugleich der untere und hintere Theil der seitlichen Hirnkammer mit dem Ammonshorn und der Vogelklaue freigelegt. *v* Vierhügel. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* mittlere Commissur. *sc* Hornstreif (stria cornea). *st* Streifenhügel. *fx* vorderer Theil des Gewölbes, *bk* vorderer Theil des Balkens, beide durchschnitten. *fx'* hinterer Theil des Gewölbes zurückgeschlagen. *ci* unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Ammonshorn. *ca* vorderes Horn, *cp* hinteres Horn des Seitenventrikels. *vk* Vogelklaue.

abwärts von ihm, nahe der Rinde der Hirnbasis, liegt endlich noch ein weiterer kleiner Kern, die Mandel (amygdala, *mk*)[1]. In diese Ganglienkerne der Hemisphären treten zahlreiche aus den Vier- und Sehhügeln entspringende Markfasern ein; andere ziehen unter dem Streifenhügel nach oben, ohne dessen graue Massen zu berühren. Ueber den genannten Ganglienkernen strahlen dann die von unten herankommenden Markbündel nach den verschiedensten Richtungen im ganzen Umfang des Streifenhügels gegen die Hirnrinde hin aus. Diese letzte Abtheilung des großen longitudinalen Faserverlaufs, der mit den Rückenmarkssträngen beginnt, dann in die Stränge des verlängerten Marks übergeht und hierauf zu den Bündeln der Hirnschenkel sich ordnet, ist der Stabkranz (corona radiata, *m*). Seine Anordnung wird wesentlich bedingt durch die oben geschilderten Verhältnisse, die der Bildung der Seitenventrikel zu Grunde liegen. Indem die in die letzteren hereingetretenen Gefäßfortsätze den Boden bedecken, müssen die als Fortsetzungen des Hirnschenkels weiter-



Fig. 56. Querschnitt durch das Großhirn des Menschen, Ansicht von hinten, zum Theil nach Reichert. Der obere Theil der Hemisphärendecke ist weggelassen. Auf der linken Seite ist der Schnitt in der Richtung α, auf der rechten in der Richtung β Fig. 53 geführt. Der Schnitt links geht also durch die mittlere Commissur und den Hirnanhang, der Schnitt rechts etwas weiter rückwärts durch den hinteren Theil des Sehhügels und das Corpus candicans. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* vorderes Horn des Seitenventrikels. *st* Kern des Streifenhügels (geschweifter Kern). *th* Sehhügelkerne. (Man unterscheidet einen äußeren, einen inneren, den 3. Ventrikel begrenzenden, und einen oberen Kern.) *cm* mittlere Commissur. *K* Klappdeckel. *J* Insellappen. *m* Ausstrahlungen des Stabkranzes. *lk* Linsenkern. (Auf der linken Seite sind die drei Glieder des Linsenkerns sichtbar.) *cl* Vormauer. Zwischen *cl* und dem Linsenkern liegt die äußere Kapsel des letzteren. *mk* Mandelkern. *ci* unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Durchschnitt des Ammonshorns. *II* Sehnerv. *t* Trichter und Hirnanhang. *f* Fuß des Hirnschenkels. *sn* schwarze Substanz. *hb* Haube mit dem rothen Kern. *fh* Schlitz im Unterhorn des Seitenventrikels, durch welchen ein Gefäßfortsatz in dasselbe eintritt (fissura hippocampi).

[1] Von vielen Anatomen wird nur der geschweifte Kern als Streifenhügel bezeichnet, der Linsenkern also nicht zu demselben gerechnet. Vormauer und Mandel sind nach der Form ihrer Zellen nicht als eigentliche Ganglienkerne, sondern als Theile der Hirnrinde zu betrachten, von dieser durch eine zwischengeschobene Markschichte getrennt.

strahlenden Markfasern des Stabkranzes die Gefäßfortsätze an ihrer Peripherie bogenförmig umfassen, um zur Rinde zu gelangen.

Dem Vorderhirn gehören als eine letzte Abtheilung die beiden Riechkolben oder Riechwindungen an. Bei den meisten Fischen so ansehnlich entwickelt, dass fast das ganze Vorderhirn aus ihnen besteht, treten sie in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere, namentlich bei den Vögeln, mehr zurück, um bei den niederen Säugethieren wieder in relativ bedeutender Größe zu erscheinen. (Vgl. Fig. 37, 38, 49 u. 54.) Sie bilden hier besondere Windungen, die, von der Hirnbasis ausgehend, den Stirntheil des Vorderhirns mehr oder weniger nach vorn überragen. Das Innere der Riechwindungen enthält eine Höhle, die mit den seitlichen Hirnkammern communicirt. Bei einigen Säugethierordnungen, nämlich bei den Cetaceen und in geringerem Grade bei den Affen und dem Menschen, verkümmern diese Gehirntheile; sie treten nun weit zurück unter das Stirnhirn, als kolbenförmige Gebilde, die an einem schmalen Stiel, dem Riechstreifen, am mittleren Theil der Hirnbasis aufsitzen (Fig. 52, S. 120). Die hier den Riechstreifen zum Ursprung dienende Fläche wird das Riechfeld oder, wegen ihrer von dem Eindringen kleiner Gefäße herrührenden siebähnlichen Beschaffenheit, die vordere durchbrochene Platte (lamina perforata anterior) genannt (*sp* Fig. 47 und 52).

Mit der vollkommeneren Entwicklung des Vorderhirns erfahren die von demselben umschlossenen Höhlen, die beiden Seitenventrikel, theils in Folge des Wachsthums der sie bedeckenden Hemisphärenmasse, theils durch das Auftreten besonderer Gebilde, die in die Höhle hineinragen, wesentliche Umgestaltungen. Da sich das Hemisphärenbläschen bei der Ueberwölbung des Zwischen- und Mittelhirns mit seiner hinter der Sylvischen Grube gelegenen Abtheilung zugleich nach abwärts krümmt (Fig. 36 und 42, S. 102 und 107), so besitzt der Seitenventrikel bei den Säugethieren zwei Ausbuchtungen, Hörner genannt (cornua ventriculi lateralis), eine vordere mit gewölbter Außenwand, und eine untere, deren Ende sich zu einer Spitze verjüngt. Bei der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphärenblase hat, wie schon S. 108 bemerkt, auch die ursprüngliche Communicationsöffnung dieser mit dem dritten Ventrikel, die MONRO-sche Spalte, die ganze Wachsthumsbewegung der Hemisphäre mitgemacht: indem sie sich ebenfalls um den Hirnstamm zuerst nach hinten und dann nach unten biegt, fällt ihr ursprünglich oberes Ende mit der Spitze des unteren Horns zusammen. Der so auf die Vorderwand des unteren Horns fallende Theil der Spalte bildet einen Schlitz (die später zu erwähnende fissura hippocampi), der durch einen in das untere Horn eintretenden Gefäßfortsatz der weichen Hirnhaut geschlossen ist (*fh* Fig. 56). So bleibt demnach die ursprüngliche MONRO'sche Spalte an ihrem Anfang und Ende

offen, die Mitte aber wird durch Markfasern geschlossen, die den sogleich näher zu betrachtenden Theilen des Gewölbes und des Balkens angehören.

Diese Gestaltung der Seitenventrikel erfährt in dem Gehirn der Primaten (der Affen und des Menschen) noch eine weitere Veränderung, die mit der stärkeren Entwicklung des Occipitaltheils der Hemisphären zusammenhängt. Indem nämlich die Außenwand des Seitenventrikels stark nach hinten wächst, ehe sie sich nach unten wendet, verlängert sich der Ventrikel selbst in der nämlichen Richtung: es bildet sich so außer dem oberen und unteren auch ein hinteres Horn (*cp* Fig. 51, S. 119). Wie schon die äußere Form des Occipitalhirns erkennen lässt, steht das nach hinten gerichtete Wachsthum mit einem plötzlichen Knick stille, um nach vorn und unten sich fortzusetzen. Dies findet auch in der Form des Hinterhorns seinen Ausdruck, indem dasselbe noch mehr als das Unterhorn zu einer feinen Spitze ausgezogen ist. Bei den Affen ist das Hinterhorn kleiner als beim Menschen; bei anderen Säugethieren mit stark entwickelten Hemisphären, wie z. B. bei den Cetaceen, finden sich nur Spuren oder Anfänge eines solchen.

b. Gewölbe und Commissurensystem.

An der vorderen Begrenzung der ursprünglichen MONRO'schen Spalte sind die beiden Hemisphären längs einer Linie verwachsen, die man als Grenzlamelle (lamina terminalis) bezeichnet (*bd* Fig. 43, S. 108). Indem sich nun der Hemisphärenbogen um die Achse des Zwischenhirns nach hinten wendet, wird die Grenzlamelle in entsprechender Weise gebogen. Der unterste und vorderste Abschnitt derselben wird zu einem transversalen Faserband, das als vordere Commissur die beiden Hemisphären verbindet (*k* ebend.). Im weiteren Verlauf trennen sich ihre beiden Markhälften und werden zu longitudinalen, von vorn nach hinten gerichteten Faserbändern zu beiden Seiten der Mittelspalte; ein Anfang dieser Longitudinalfasern findet sich schon bei den Vögeln, stärker entwickelt sind sie aber erst im Säugethierhirn; sie bilden hier das Gewölbe (fornix). Vorn dicht an einander liegend divergiren die beiden Schenkel des Gewölbes nach hinten. Die Markfasern ihres vorderen Endes reichen bis an die Hirnbasis, wo sie mit dem Mark der weißen Hügelchen (corpora candicantia) zusammenhängen (Fig. 53). Die Fasern ihres hinteren Endes zerstreuen sich beim Menschen und Affen in zwei Bündel, von denen das eine, schwächere, an die Innenwand des hinteren Horns, das andere, stärkere, an die Innenwand des unteren Horns vom Seitenventrikel zu liegen kommt. Den so im Hinterhorn entstehenden Vorsprung bezeichnet man als die Vogelklaue (pes hippocampi minor), den im Unterhorn entstehenden als das Ammonshorn (pes hippocampi major, Fig. 55). Doch tragen

zur Bildung dieser Erhabenheiten noch andere Theile bei, die wir sogleich kennen lernen werden. Bei den übrigen Säugethieren, bei denen es nicht zur Entwicklung eines Hinterhorns kommt, und denen daher natürlich auch eine Vogelklaue fehlt, geht die ganze Fasermasse des Gewölbes in das Ammonshorn über[1].

Mit der Bildung des Gewölbes scheint die Entstehung eines andern Fasersystems von transversaler Richtung, das in noch höherem Grade ausschließliches Merkmal des Säugethierhirns ist, in naher Verbindung zu stehen. Bei den Monotremen und Beutelthieren nämlich kommen aus dem Ammonshorn Fasern hervor, welche die in dasselbe eintretenden Fasern des Gewölbes bedecken und über dem Zwischenhirn zur entgegengesetzten Hirnhälfte treten, um sich hier ebenfalls in das Ammonshorn einzusenken. Die so entstandene Quercommissur der beiden Ammonshörner ist die erste Anlage des Balkens (corpus callosum). Bei den implacentalen Säugethieren, bei denen in dieser Weise der Balken auf eine bloße Quercommissur zwischen den beiden Ammonshörnern beschränkt bleibt, ist die vordere Commissur, ebenso wie bei den Vögeln, sehr stark, zwischen ihr und dem Balken bleibt aber ein freier Raum. Bei den placentalen Säugethieren treten zu dieser Commissur der Ammonshörner weitere transversale Faserzüge hinzu, die in das übrige Hemisphärenmark ausstrahlen. Sie entwickeln sich zuerst am vorderen Ende des künftigen Balkens, so dass die Ausbildung des letzteren von vorn nach hinten fortschreitet. Zugleich nimmt die vordere Commissur an Stärke ab und tritt mit dem vorderen Ende des Balkens, dem sogenannten Schnabel (rostrum) desselben, durch eine dünne, ebenfalls transversale Marklamelle in Verbindung (Fig. 53 *ca*). Durch diese Verbindung der vorderen Commissur mit dem Balkenschnabel wird die Longitudinalspalte des großen Gehirns nach vorn geschlossen. Zwischen dem breiten hinteren Ende des Balkens, dem Wulst (splenium) desselben, und der oberen Fläche des Kleinhirns bleibt aber ein enger Zugang, durch den der dritte Ventrikel nach außen mündet (dieser Zugang ist in Fig. 53 zwischen der Zirbel und dem Balkenwulst als dunkel gehaltene Partie sichtbar). Er geht zu beiden Seiten in enge Spalten über, die in die Seitenventrikel führen: es ist dies der Rest jenes vorderen

[1] Ueber die Frage, ob die Affen gleich dem Menschen ein hinteres Horn des Seitenventrikels und einen pes hippocampi minor besitzen, ist ein ziemlich unfruchtbarer Streit zwischen OWEN, der diese Theile im Affengehirn leugnete, und HUXLEY geführt worden. Vgl. HUXLEY, Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur, deutsch von CARUS, 1863, S. 128. Schon die älteren Autoren über das Affengehirn, wie TIEDEMANN (Icones cerebri, p. 54) bilden das hintere Horn ab. OWEN selbst beschreibt in seinem späteren Werk den Anfang eines solchen beim Delphin (Anatomy of vertebrates, vol. III, p. 120). Die Vogelklaue existirt, wie HUXLEY gezeigt hat, bei den anthropoiden Affen, ähnlich wie auch das Hinterhorn, nur schwächer entwickelt als beim Menschen.

Deckenrisses, durch den die Gefäßhautfortsätze in die drei vorderen Hirnkammern eintreten (S. 108).

Bei den meisten Säugethieren bildet die Ammonscommissur noch fortan einen verhältnissmäßig großen Theil des ganzen Balkens (*bk* Fig. 57 *A*). Da ferner bei ihnen das Occipitalhirn wenig entwickelt ist und gleichzeitig die vorderen Hirnganglien, die Seh- und Streifenhügel, an Masse weit unbedeutender sind, so ist das Ammonshorn bis an den Ursprung des Gewölbes herangerückt. Das letztere zerfällt aber jederseits sogleich in zwei

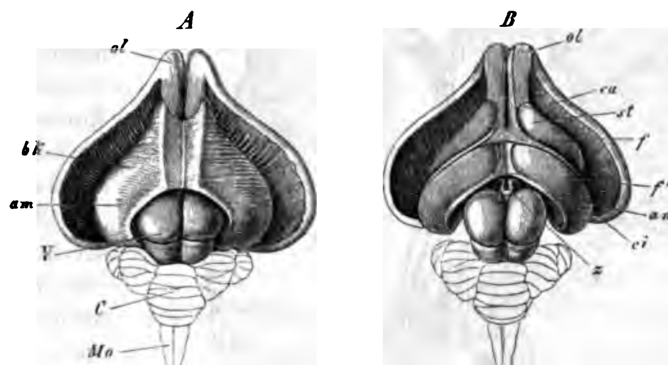


Fig. 57. Anatomie des Kaninchengehirns. In *A* ist die Hemisphärendecke zurückgeschlagen, so dass der Balken vollständig sichtbar wird. In *B* sind durch Entfernung des Balkens die seitlichen Hirnkammern geöffnet. *Mo* verl. Mark. *C* Kleinhirn. *V* Vierhügel. *z* Zirbel. (In *B* ist zur Seite von *z* der Anfang der von den Ammonshörnern bedeckten Sehhügel sichtbar.) *am* Ammonshorn. *bk* Balken. (Nach vorn von der Linie *bk* liegt der in das Hemisphärenmark übergehende Theil des Balkens, dessen Faserkreuzung mit den Stabkranzbündeln sichtbar ist; hinter *bk* beginnt die Ammonscommissur.) *ol* Riechkolben. *ca* Vorderhorn des Seitenventrikels. *st* Streifenhügel. *f* vorderer, *f'* hinterer Theil des Gewölbes. *ci* Unterhorn des Seitenventrikels.

Abtheilungen, von denen die eine vorn, die andere hinten das Ammonshorn umfasst (*f* und *f'* Fig. 57 *B*)[1]. Eine reichere Entwicklung zeigt jedoch das Gewölbe erst bei den höheren Säugethieren. Bei ihnen breiten sich dann zwischen dem Balken und den unter ihm hinziehenden Schenkeln des Gewölbes zwei dünne, senkrechte Marklamellen aus, die einen engen spaltförmigen Raum zwischen sich lassen: die durchsichtigen Scheidewände (septa lucida, *sp* Fig. 53). Diese bewirken samt dem Gewölbe den Verschluss der seitlichen Hirnkammern nach innen; nur der Anfang der MONRO'schen Spalte bleibt hinter dem vorderen Anfang der Gewölbeschenkel als die MONRO'sche Oeffnung bestehen (*mo* Fig. 53,

---

[1] In der menschlichen Anatomie wird derjenige Theil des Balkens, der die beiden Ammonshörner verbindet, als Psalterium bezeichnet.

vgl. *i* Fig. 43 S. 108). Zwischen den beiden Seitenhälften der durchsichtigen Scheidewand bleibt ferner ein spaltförmiger, nach hinten mit dem dritten Ventrikel communicirender Hohlraum, der ventriculus septi lucidi.

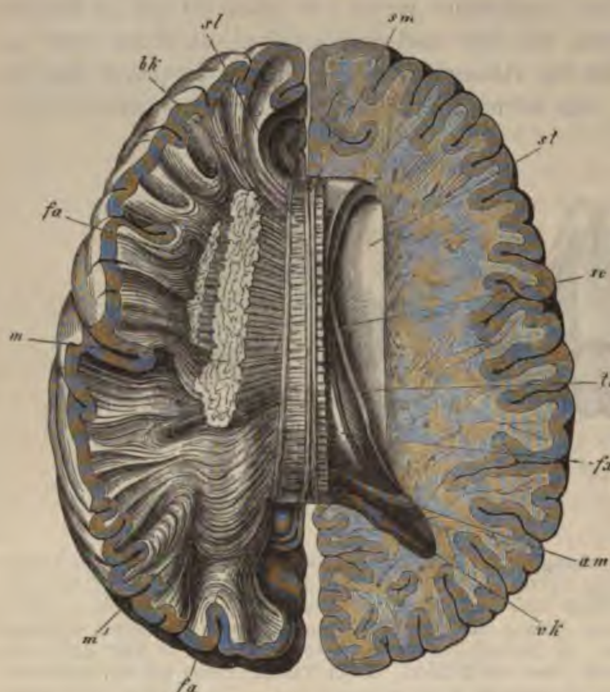


Fig. 58. Hirnbalken und seitliche Hirnkammer vom Menschen. (Gehirn in Alkohol gehärtet.) Auf der linken Seite ist die Hemisphärendecke so weit entfernt, dass der mittlere Theil des Balkens frei liegt, dann sind die Faserungen desselben in das Hemisphärenmark dargestellt. Auf der rechten Seite ist ein Schnitt geführt, der den Seitenventrikel von oben öffnet. *bk* Balken. *sm* mittlerer Längsstreif oder Balkennaht (stria media). *sl* seitlicher Längsstreif oder bedecktes Band (taenia tecta), zur Bogenwindung gehörig. *m* Kreuzung der Balkenstrahlung mit der Faserung des Stabkranzes. *m'* hinterer ungekreuzter Theil der Balkenstrahlung. [Bei *m'* schlägt sich derselbe nach unten, um die äußere Wand des Hinterhorns, die Balkentapete (*tp* Fig. 51), zu bilden.] *fa* Bogenfasern (fibrae arcuatae), welche die Rindentheile benachbarter Windungen mit einander verbinden. *st* Streifenhügel. *sc* Hornstreif. *th* Sehhügel (großentheils verdeckt durch die folgenden Theile). *fx* Gewölbe. *am* Ammonshorn. *vk* Vogelklaue.

Die Ausstrahlungen des Balkens bilden die Decke und einen Theil der äußeren Wand der seitlichen Hirnkammern; sie umgeben die Außenfläche des Linsenkerns, als äußere Kapsel desselben, und sie kreuzen sich in ihrem Verlauf nach der Hirnrinde, in der sie endigen, überall mit den Fasern des Stabkranzes, ausgenommen in ihrer hinteren Abtheilung, die den Ammonshörnern und ihrer Umgebung zugehört, Theilen, in die keine Stabkranzfasern eindringen. Diese hintere Abtheilung des Balkens bleibt bei den niederen Säugethieren eine reine Commissur der Ammonshörner (Fig. 57 *A*), bei den Primaten aber scheidet sie sich in zwei Theile, in einen inneren, der in das Ammonshorn und die Vogelklaue (*am* und *vk* Fig. 55) übergeht, und in einen äußeren,

der sich vor den zur Rinde des Occipitalhirns tretenden Stabkranzfasern nach unten umschlägt (*m'* Fig. 58), um die Außenwand des hintern Horns vom Seitenventrikel zu bilden: man bezeichnet ihn hier als Balkentapete (*tp* Fig. 51, S. 119).

Die nämliche Richtung, die das Gewölbe, der aus der vorderen Grenzlamelle des MONRO'schen Spaltes hervorgegangene Faserzug, einschlägt, theilt sich bei der Umwachsung des Stammhirns durch den Hemisphärenbogen auch dem unmittelbar vor jener Grenzlamelle gelegenen Theil der Hemisphärenwand mit. Aber während das Gewölbe wegen der anfänglichen Verwachsung nicht von grauer Rinde überzogen ist, bleibt jener ursprünglich nicht verwachsene Theil vor ihr, der nachher in Folge der Hemisphärenwölbung über das Gewölbe zu liegen kommt, an seiner medianen Seite von Rinde bedeckt. Nachdem der Durchbruch des Balkens erfolgt ist, wird er durch diesen vom Gewölbe getrennt und bildet nun eine den Balken bedeckende longitudinale Hirnwindung, die Bogenwindung oder Zwinge (gyrus fornicatus, cingulum, *Gf* Fig. 53, S. 122). Bei solchen Säugethieren, bei denen der Stirntheil des Vorderhirns relativ wenig entwickelt und die Bogenwindung stark ist, tritt ihr Anfang vorn unmittelbar hinter der Basis der Riechstreifen zu Tage. Hinten kommt die Bogenwindung, nachdem sie sich um den Balken herumgeschlagen, ebenfalls an der Hirnbasis zum Vorschein; sie geht hier in eine nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene und die Medianspalte begrenzende Windung über, die als Ammonswindung (gyrus hippocampi) die Außenwand des Ammonshorns bildet (*H* Fig. 53). An der Grenze des Balkens hört der Rindenbeleg auf; die untere dem Balken zugekehrte Fläche der Bogenwindung ist daher rein markig. Nur im hinteren Abschnitt derselben hat sich ein schmaler, von der übrigen Rinde isolirter Streifen grauer Substanz erhalten, der als graue Leiste (fasciola cinerea) bezeichnet wird und unmittelbar den Balken bedeckt (*fc* Fig. 59). Die weißen Longitudinalfasern der Bogenwindung, denen die graue Leiste aufsitzt, sind während des

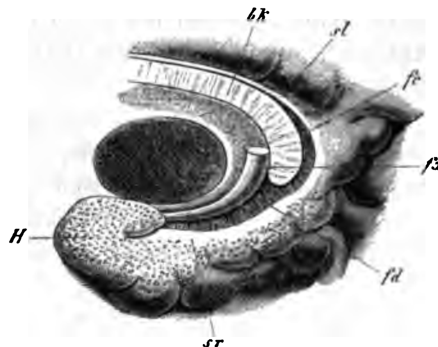


Fig. 59. Die Ammonswindung mit den angrenzenden Theilen des Balkens und Gewölbes vom Menschen. *bk* Balken. *sl* bedecktes Band. *fc* graue Leiste (fasciola cinerea). *fd* gezahnte Binde (fascia dentata), Fortsetzung der grauen Leiste. *fx* unteres Ende des Gewölbes. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *sr* netzförmige Substanz (substantia reticularis alba).

ganzen Verlaufs derselben von dem übrigen Mark getrennt, so dass sie bei der Ablösung vom Balken nebst der sie in ihrem hinteren Abschnitt überziehenden grauen Leiste als ein weißer Markstreifen, das bedeckte Band (taenia tecta) genannt, auf dem Balken sitzen bleiben (*sl* Fig. 58 u. 59). Die Trennung des bedeckten Bandes und der grauen Leiste von der übrigen Mark- und Rindensubstanz der Bogenwindung erhält dadurch ihre Bedeutung, dass jene Gebilde auch beim Uebergang der Bogen- in die Ammonswindung getrennt bleiben[1]. Mark und Rinde der Bogenwindung gehen nämlich unmittelbar in Mark und Rinde des gyrus hippocampi über, so dass beide eigentlich eine einzige Windung bilden, deren beide Theile sich nur dadurch unterscheiden, dass der gyrus fornicatus an seiner unteren, dem Balken zugekehrten Fläche nicht von Rinde belegt ist, während sich beim Uebergang in den gyrus hippocampi die Rinde wieder über die ganze Oberfläche ausbreitet. An der Stelle nun, wo die Bogenwindung den Balkenwulst verlassend zum gyrus hippocampi wird, und wo demnach die bisher nur die innere Oberfläche überziehende Rinde auf die untere sich ausdehnt, trennt sich das bedeckte Band von dem übrigen Mark der Windung, indem es auf der Oberfläche der Rinde des gyrus hippocampi zu Tage tritt. Hierdurch muss sich aber auch die graue Leiste, die das bedeckte Band unten überzieht, von der übrigen Rinde trennen, da das bedeckte Band zwischen beiden sich ausbreitet. An dieser Stelle ist also die Hirnrinde von einer weißen Markschicht und die letztere abermals von grauer Rinde bedeckt, wobei aber diese oberflächlichsten aus dem bedeckten Band und der grauen Leiste stammenden Schichten örtlich beschränkt bleiben, da sie nur den gyrus hippocampi und diesen nicht einmal vollständig überziehen. Beide verhalten sich übrigens in ihrer Ausbreitung verschieden. Das Mark des bedeckten Bandes breitet sich über die ganze Rinde des gyrus hippocampi als eine äußerst dünne netzförmig durchbrochene Schichte aus, sie bildet so als stratum reticulare die einzige weiße Markausbreitung auf der Rindenoberfläche der Hemisphären (*sr* Fig. 50, s. a. *H* Fig. 53, S. 122). Die graue Leiste aber behält ihr bandförmiges Ansehen, sie überzieht nicht die ganze Markstrahlung des bedeckten Bandes, sondern nur jene Stelle derselben, die in der den gyrus hippocampi nach innen begrenzenden Furche liegt; wegen der äußeren Form, die sie an dieser Stelle ihres Verlaufes hat, wird sie hier als gezahnte Binde (fascia dentata) bezeichnet (*fd* Fig. 59). Jener Furche, die den gyrus hippocampi nach innen begrenzt, entspricht nun am unteren Horn des Seitenventrikels das in dessen Höhle vorspringende

[1] Nicht zur Bogenwindung, sondern zum Balken selbst wird der die sogenannte Balkennaht bildende mittlere Längsstreif (*sm* Fig. 58) gerechnet.

Ammonshorn. So wird die Bildung des Ammonshorns, zu der, wie wir oben gesehen haben, Fasern des Gewölbes und des Balkens beitragen, durch den Antheil, den die verschiedenen Theile der Bogenwindung an ihr nehmen, vollendet. Der markige Beleg, der die Kammeroberfläche des Ammonshorns überzieht, wird durch die Fasern des Gewölbes und des Balkens gebildet (Fig. 60). Darauf folgt als erste graue Schichte die Rinde des gyrus hippocampi (*r*), nach außen von ihr kommt als zweite Markschichte die Fortsetzung des bedeckten Bandes oder die auf der Rinde des gyrus hippocampi ausgebreitete substantia reticularis (*H*), und auf sie endlich folgt als zweite graue Schichte die gezahnte Binde, die Fortsetzung der grauen Leiste (*fd*). Letztere erstreckt sich wie gesagt nur in die dem Ammonshorn entsprechende Furche hinein. In dieser findet zugleich die Lage der reticulären Substanz ihre innere Grenze; an der Stelle, wo dies der Fall ist, hängt die graue Schichte der gezahnten Binde mit der Rinde des gyrus hippocampi zusammen, so dass hier die beiden grauen Lagen, die das Ammonshorn ausfüllen, in einander übergehen. Gerade da, wo dieser Uebergang stattfindet, endet der innere markige Ueberzug des Ammonshorns mit einem freien umgeschlagenen Saume, der Fimbria (*fi*).

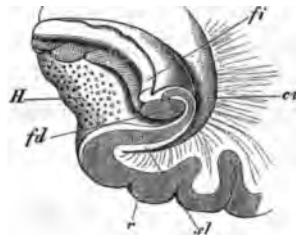


Fig. 60. Die Ammonswindung mit dem Ammonshorn auf einem Querschnitt, vom Menschen. *ci* unteres Horn des Seitenventrikels. *r* graue Rinde der Hakenwindung. *H* Hakenwindung mit der weißen netzförmigen Substanz. *fd* äußere graue Schichte des Ammonshorns (fascia dentata). *sl* innerer weißer Ueberzug des Ammonshorns, Fortsetzung der stria longitudinalis. *fi* umgeschlagener Saum dieser Schichte (fimbria).

c. Entwicklung der äußeren Gehirnform.

Während das Gehirn im Laufe seiner Entwicklung allmählich in die Theile sich gliedert, die wir nun kennen gelernt haben, erfährt seine äußere Form Umwandlungen, deren schließliches Resultat theils von der Stufe der Entwicklung, die das betreffende Gehirn überhaupt erreicht, theils von dem relativen Wachsthum der einzelnen Theile abhängt. Bei den niedersten Wirbelthieren entfernt es sich wenig von jener einfachsten embryonalen Form, die mit der Scheidung des primitiven Hirnbläschens in seine fünf Abtheilungen gegeben ist. Fast alle Formverschiedenheiten beruhen hier auf der relativen Größe dieser Abtheilungen; außerdem ist nur noch die Entwicklung der aus dem Vorderhirn hervorgewachsenen Riechkolben von formbestimmendem Einflusse. Eine größere Mannigfaltigkeit der Gestaltung ergibt sich bereits, sobald die Mantelgebilde den

Hirnstamm zu umwachsen beginnen. Die Bedeckung der Zwei- oder Vierhügel und des Kleinhirns durch die Großhirnhemisphären, des verlängerten Marks durch das Kleinhirn, der Grad der Kopfkrümmung bringen nun eine Reihe von Formeigenthümlichkeiten hervor, denen sich als weitere die äußere Gestalt der Hemisphären, die Entwicklung oder der Mangel der Seitentheile des Kleinhirns, das hiermit zusammenhängende Hervortreten gewisser Kerngebilde, wie der Oliven, an der medulla oblongata, sowie die Entwicklung einer Varolsbrücke hinzugesellen.

An allen Säugethierhirnen ist die Stelle, wo die Großhirnhemisphäre ursprünglich dem Hirnstamm aufsitzt, durch die Sylvische Grube bezeichnet (*S* Fig. 42, S. 107). Indem sich die Ränder dieser Grube entgegenwachsen, geht sie bei allen höheren Säugethieren in eine tiefe Spalte, die Sylvische Spalte (fissura Sylvii), über. Diese zieht im allgemeinen schräg von hinten und oben nach vorn und unten; ihre Richtung weicht um so mehr von der verticalen ab, je stärker sich das Occipitalhirn entwickelt und die nach hinten gelegenen Theile überwächst (Fig. 61). Eine eigenthümliche Gestaltung erfährt diese Spalte endlich bei der höchsten Säugethierordnung, den Primaten. Bei ihnen nimmt schon im Anfang des Embryonallebens die in Folge der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphären gebildete Grube durch die gleichzeitige Entwicklung des Frontal- und Occipitalhirns ungefähr die Form eines Dreiecks an, dessen Basis nach oben gekehrt ist. Die Grube schließt sich dann, indem ihre Ränder von vorn, oben und hinten sie überwachsen, zu einer gabelförmigen Spalte (*S* Fig. 62), an welcher man einen vorderen und einen hinteren Schenkel (s_1 und s_2) unterscheidet. (Vergl. auch Fig. 65.) Der zwischen den beiden Gabeln der Spalte gelegene, die ursprüngliche Grube von oben her deckende Hemisphärentheil (*K*) heißt der Klappdeckel (operculum). Schlägt man den Klappdeckel zurück, so sieht man, dass der unter ihm gelegene Boden der Sylvischen Grube emporgewölbt und, gleich

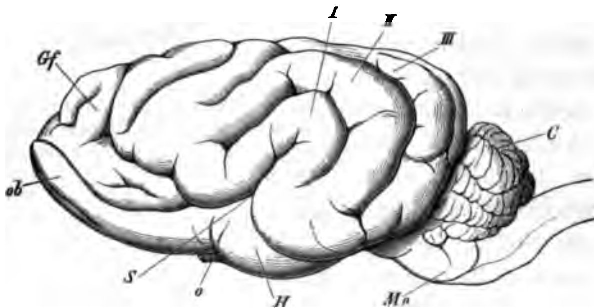


Fig. 61. Hundegehirn in der Seitenansicht. *Mo* verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. *ob* Riechlappen. *Gf* Bogenwindung, hinter dem Riechlappen an die Oberfläche tretend. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *o* Nerv. opticus. *I*, *II*, *III* erste, zweite und dritte typische Windung des Carnivorengehirns.

der übrigen Oberfläche der Hemisphäre, durch Furchen in eine Anzahl von Windungen getheilt ist. Den so wegen seiner eigenthümlichen Lage versteckten und isolirten Gehirnabschnitt nennt man den versteckten Lappen oder die Insel (lobus opertus, insula Reilii, Fig. 56 *J*, S. 125). Die beiden Schenkel der Sylvischen Spalte benutzt man in der Regel, um die Hemisphären des Primatengehirns in einzelne Regionen zu trennen. Den nach vorn vom vorderen Schenkel gelegenen Theil nennt man den Stirnlappen (*F* Fig. 62), den von beiden Schenkeln eingefassten Raum den Scheitellappen (*P*), die hinter der Sylvischen Spalte gelegene Region den Hinterhauptslappen (*O*), den unter ihr gelegenen Hirntheil den Schläfelappen (*T*). An der Convexität des Gehirns gehen diese Lappen ohne scharfe Grenzen in einander über.

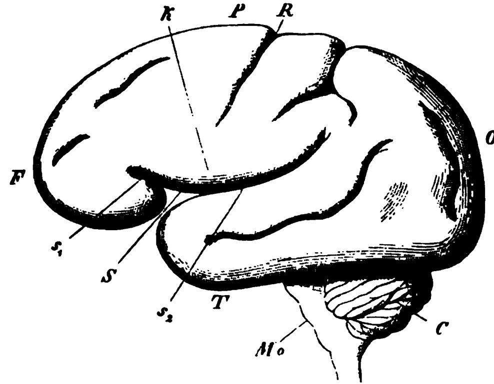


Fig. 62. Gehirn eines 7monatlichen menschlichen Fötus in der Seitenansicht. *Mo* verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. *K* Klappdeckel. *R* ROLANDOscher Spalt. *F* Stirnlappen. *P* Scheitellappen. *O* Hinterhauptslappen. *T* Schläfelappen.

Wie die Sylvische Spalte die ganze Außenfläche der Hemisphäre in mehrere Abschnitte trennt, so sind noch einige Theile des Großhirns durch Furchen oder Spalten gegen ihre Umgebung abgegrenzt. So gibt sich der über dem Balken von vorn nach hinten und dann um den Balkenwulst nach unten ziehende longitudinale Faserzug, die Bogenwindung, durch Furchen zu erkennen, die denselben von den umgebenden Theilen trennen (Fig. 53 *Gf*). Namentlich ist bei allen Säugethieren an der medianen Oberfläche der Hemisphäre der Rand sichtbar, mit welchem sich die Bedeckung des inneren Theils der Bogenwindung in das untere Horn des Seitenventrikels umschlägt (fissura hippocampi, Fig. 56 *fh*); bei den meisten ist außerdem die Bogenwindung während ihres Verlaufs über dem Balken nach oben hin durch eine longitudinale Furche (sulcus callosomarginalis, *C* Fig. 53) begrenzt. Ebenso ist an der Basis des Vorderhirns der Riechkolben oder die Riechwindung fast immer nach innen und nach außen durch Furchen geschieden (sulcus ento- und ectorhinalis), die übrigens am menschlichen Gehirn in eine einzige zusammenfließen (*sr* Fig. 52). Alle diese Spalten und Furchen sind somit theils durch das

Wachsen der Hemisphäre um ihre Anheftungsstelle am Zwischenhirn (fissura Sylvii), theils durch den Verschluss der äußeren Spalte des unteren Horns (fissura hippocampi), theils durch den Verlauf bestimmter, an der medianen und unteren Fläche der Hemisphäre hervortretender Markbündel (fissura calloso-marginalis, ento- und ectorhinalis) verursacht. Da nun die zu Grunde liegenden Structurverhältnisse den verschiedenen Säugethierordnungen gemeinsam sind, so sind auch jene Vertiefungen, sobald sie überhaupt auftreten, durchaus constant in ihrem Verhalten.

Minder gleichförmig verhalten sich andere Furchen, die dem Hirnmantel der höheren Säugethiere ein vielfach gefaltetes Ansehen geben. Die Oberfläche des Klein- und Großhirns wird durch diese Furchen in zahlreiche Windungen (gyri) eingetheilt, die am Kleinhirn, an dem sie schmale, auf dem Markkern senkrecht stehende Leisten von meist transversaler Richtung bilden, im allgemeinen regelmäßiger geordnet sind, am Großhirn aber, wo sie den Darmwindungen einigermaßen ähnlich sehen, oft weniger deutlich ein bestimmtes Gesetz erkennen lassen. Die gemeinsame Ursache dieser Faltungen liegt augenscheinlich in dem verschiedenen Wachsthumsverhältniss der Hirnrinde und der in sie eintretenden Markstrahlung. Wenn ein Körper an Masse zunimmt, so wächst bekanntlich seine Oberfläche langsamer als sein Voluminhalt. Da nun aber die Zellen der Hirnoberfläche die Fasern der Markmasse aufnehmen, so ist hier im allgemeinen eine Proportionalität zwischen Oberfläche und Inhalt gefordert, die während des ganzen Wachsthums annähernd constant bleibt. Daraus folgt von selbst, dass die Rinde sich falten muss, wenn sie mit der Zunahme des Marks gleichen Schritt halten soll; und dem entspricht es, dass in der Thierreihe und ebenso im Laufe der individuellen Entwicklung mit der Größe des Gehirns die Faltung seiner Oberfläche zunimmt.

Die Faltung des Kleinhirns tritt in ihrer einfachsten Form bei den Vögeln auf, deren Cerebellum der Seitentheile entbehrt und daher von oben gesehen als ein unpaares Gebilde von annähernd kugel- oder eiförmiger Gestalt erscheint. Die Oberfläche dieses Organs ist nun in transversale Falten gelegt, die annähernd Kreisen oder Ellipsen entsprechen, die in einer durch den Mittelpunkt der Kugel oder des Ovoids gelegten transversalen Achse sich schneiden: die letztere ist daher in diesem Fall die gemeinsame Aufrollungsachse für alle an der Oberfläche sichtbaren Falten (Fig. 49 *A*, S. 117). Durchschneidet man das Organ senkrecht zur Richtung dieser Achse, so zeigt sich, dass die Tiefe der die einzelnen Erhebungen trennenden Furchen wechselt, indem je eine Gruppe von zwei bis drei Leisten, die von einander durch seichtere Furchen begrenzt sind, durch tiefere von ihrer Umgebung sich scheidet (Fig. 40 *B*, S. 105). Bei den Säugethieren wird die Faltung verwickelter, indem eine größere Zahl

leistenförmiger Erhebungen zu einer durch tiefere Furchen gesonderten Gruppe zusammentritt. Außerdem sind dann mehrere solche Gruppen durch trennende Spalten zu größeren Lappen vereinigt. So kommt es, dass die meisten Windungen in der Tiefe der größeren Falten liegen und nur die Endlamellen auf der Oberfläche erscheinen; auf Durchschnitten entsteht hierdurch jenes Bild eines sich in Zweige und Blätter entfaltenden Baumes, das die alten Anatomen mit dem Namen des Lebensbaumes belegten (*av* Fig. 50, S. 117, *W* Fig. 53, S. 122). Zudem erheben sich nun neben dem mittleren Theil oder Wurm größere symmetrische Seitenhälften. Wo diese, wie z. B. beim Menschen, eine verhältnissmäßig regelmäßige Anordnung der Windungen darbieten, da sind die letzteren ebenfalls vorwiegend transversal gerichtet. Doch verlassen sie diese Richtung gegen den vorderen und hinteren Rand, um allmählich in schräge und selbst longitudinale Bogen überzugehen, die gegen diejenige Stelle convergiren, wo die Seitentheile an dem Wurm aufsitzen (Fig. 50). Bei vielen Säugethieren kommen übrigens, namentlich an den Seitentheilen, größere Abweichungen in dem Verlauf der Faltungen vor, die sich einer bestimmten Regel nicht mehr fügen; solche sind besonders bei großem Windungsreichthum des Organs zu beobachten. Auch am kleinen Gehirn des Menschen gibt es einzelne durch größere Spalten isolirte Abtheilungen, an denen der Verlauf der Windungen von der im ganzen eingehaltenen Regel mehr oder minder abweicht[1].

Die Oberfläche des großen Gehirns ist nur bei der höchsten Wirbelthierclasse durch Faltungen vergrößert; auch bei den Säugethieren zeigen aber die niedersten Ordnungen bloß die schon früher besprochenen Furchen und Windungen (Sylvische Spalte, sulcus hippocampi u. s. w.), die auf anderen Ursachen beruhen als die übrigen Faltenbildungen. Sobald die letzteren erscheinen, halten sie nun bis hinauf zu den Primaten im wesentlichen die nämliche Regel ein. Alle Furchen und Windungen, die von vorn nach hinten ziehen, verlaufen nämlich nahezu parallel der Medianspalte, und meist sind sie zugleich im Bogen um die Sylvische Spalte gekrümmt. (Vgl. Fig. 61 S. 134 *I*, *II*, *III*). Wie die Hemisphären von vorn nach hinten den Hirnstamm umwachsen, so sind demnach auch die Windungen von vorn nach hinten gerichtet und zugleich um die Anheftungsstelle am Zwischenhirn im selben Sinne gebogen. Die Stärke dieser Krümmung ist durch die Tiefe und Ausdehnung der Sylvischen Grube oder Spalte bedingt. Die Zahl der Längsfalten, die so an

[1] Hierher gehört namentlich die Flocke (*fl* Fig. 52, S. 120), ein kleiner, federähnlicher Auswuchs am hinteren Rand des Brückenschenkels, und die Tonsille (*to* ebend.), ein die medulla oblongata deckender eiförmiger Wulst zwischen dem unteren Wurm und den Seitentheilen.

der Oberfläche des Großhirns bemerkt werden, variirt im allgemeinen in den verschiedenen Säugethierordnungen zwischen zwei und fünf. Manchmal münden einzelne an irgend einer Stelle ihres Verlaufs mit einer benachbarten Falte zusammen, und häufig treten schwächere secundäre Falten hinzu, welche die erste Richtung kreuzen. Auf diese Weise entstehen unregelmäßige Schlängelungen, die jenes Gesetz des Verlaufs mehr oder minder verdecken können. Wesentlich anders verhält sich die Faltenbildung bei den meisten Säugethieren am vorderen Theil des Gehirns. Etwas nach vorn von der Sylvischen Spalte nämlich geht der longitudinale Windungszug entweder allmählich oder plötzlich in einen annähernd transversalen über, wobei zugleich die auftretenden Querfurchen häufig radiär gegen die Sylvische Spalte gestellt sind. Diese Furchenbildung am vorderen Theil des Gehirns steht damit in Zusammenhang, dass bei allen Säugethieren, mit Ausnahme der Cetaceen und Primaten, derjenigen Ordnungen, bei denen die Riechwindungen mehr oder weniger verkümmert sind, am Vordertheil des Gehirns die Bogenwindung zur Oberfläche tritt und an dieser Stelle durch eine quer oder schräg gestellte Furche von den dahinterliegenden Windungen geschieden ist, während sie nach vorn unmittelbar in die Riechwindung übergeht, von der sie abermals durch eine meistens seichtere Querfurche gesondert ist (Fig. 61 *Gf*). Die Stelle, wo die Bogenwindung zu Tage tritt, liegt zuweilen sehr nahe an der vorderen Hirngrenze: so bei den Carnivoren, bei denen sich diese Windung stark in die Breite entwickelt, so dass sie mit der Riechwindung ganz den sonst dem Frontalhirn entsprechenden Platz einnimmt. In andern Fällen liegt jene Stelle weiter zurück, und es pflegt dann der frei liegende Theil der Bogenwindung mehr in die Länge als in die Breite entwickelt zu sein, so dass er nur einen schmalen Raum seitlich vom vorderen Theil der Längsspalte ausfüllt. Doch nicht bloß diejenigen Falten, die von dem Hervortreten der Bogen- und Riechwindung herrühren, sind quer gerichtet; auch die übrigen auf diesen vorderen Theil des Gehirns sich erstreckenden Furchen nehmen dieselbe transversale Richtung an. Dabei können entweder die nämlichen Falten, die an der Occipitalfläche die longitudinale Richtung besitzen, vorn in die transversale umbiegen, oder es können plötzlich die Längsfurchen unterbrochen werden und Querfurchen an ihre Stelle treten. Für das erstere Verhalten ist das durch die Regelmäßigkeit und Symmetrie seiner Windungen ausgezeichnete Carnivorengehirn ein augenfälliges Beispiel (Fig. 61); dem zweiten Typus folgen die meisten anderen windungsreicheren Säugethierhirne, wobei übrigens immerhin einzelne der Längsfurchen oft in Querfurchen sich fortsetzen. Meistens sind es zwei Hauptfurchen, die so entweder vollkommen selbständig oder nach rückwärts in Längsfurchen

übergehend den Frontaltheil des Gehirns transversal durchziehen; zu ihnen kommt dann noch die hintere Begrenzungsfurche der Bogenwindung, sowie die Furche zwischen Bogen- und Riechwindung, so dass die Gesamtzahl der vorderen Querfurchen meistens auf vier sich beläuft[1].

Sowohl die longitudinalen wie die transversalen Falten sind gewöhnlich nur an der oberen und äußeren Fläche der Hemisphären sichtbar. Die Basis des Großhirns pflegt ganz und gar von den bereits früher besprochenen Furchen und Windungen eingenommen zu sein, vorn von der Riechwindung und hinten von dem lobus hippocampi (Fig. 61 *ob*, *H*), neben denen höchstens ein schmaler Saum sichtbar bleibt, der den äußersten Windungen der Hirnoberfläche angehört. Auf dem medianen Durchschnitt erblickt man bei den meisten Gehirnen nur die Bogenwindung und ihre Fortsetzung, nach hinten in den hippocampischen Lappen, nach vorn in die Riechwindung (Fig. 63). Nur wo diese Gebilde mehr zurücktreten, wie am Gehirn der Cetaceen, der Affen und des Menschen, kommen die Windungszüge der Oberfläche zum Theil auch hier zum Vorschein. Diese Gehirne zeigen aber noch in anderer Beziehung bedeutende Abweichungen von dem allgemeinen Furchungsgesetz des Säugethierhirns. Bei den Cetaceen, deren periphere und centrale Geruchsorgane gänzlich verkümmern, bleibt die Bogenwindung in der Tiefe verborgen, und eine Riechwindung existirt nicht. Die Hauptfurchen der Oberfläche ziehen in der ganzen Länge des außerordentlich in die Breite entwickelten Gehirns longitudinal von vorn nach hinten, wie es bei den übrigen Säugethieren nur am Occipitaltheil der Fall ist.

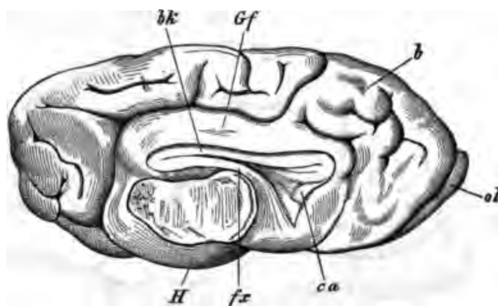


Fig. 63. Gehirn eines Hundes auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. *Gf* Bogenwindung. *b* vorderer, zur Oberfläche tretender Theil derselben. *ol* Riechwindung. *H* Ammonswindung. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* vordere Commissur.

Einem gemeinsamen, von dem der übrigen Säugethiere abweichenden Entwicklungsgesetz folgt endlich die Furchung des Primatengehirns. Bei ihm bleibt die Riechwindung, die ganz auf einen Riechkolben reducirt ist, an der Basis des Gehirns verborgen. Die Bogenwindung tritt zwar

[1] In der 1.—3. Aufl. des vorliegenden Werkes sind diese Verhältnisse an einer Reihe von Säugethiergehirnen erläutert. (Vgl. 3. Aufl. Fig. 48, S. 86.)

an die Oberfläche hervor, aber dies geschieht nicht am Frontal-, sondern am Occipitaltheil. Hier entsendet der gyrus fornicatus, während er um den Balkenwulst sich umschlägt, um in die Hakenwindung überzugehen, einen Ausläufer zur Oberfläche, der sich in zwei Läppchen, den sogenannten Zwickel und Vorzwickel (cuneus und praecuneus) spaltet (*Pr*, *Cn* Fig. 64). Dieser Ausläufer kommt inselförmig an der Oberfläche zum Vorschein, denn nach vorn und hinten ist er von anderen Windungen umgeben, gegen die Zwickel und Vorzwickel häufig durch Furchen begrenzt sind: ebenso sind dieselben von einander durch eine tiefe Querfurche, die senkrechte Hinterhauptsfurche, getrennt (*O*). Ein ähnicher transversaler Verlauf der Falten waltet nun am ganzen Occipitaltheil des Gehirns vor, von der Stelle an, die dem Stiel der Sylvischen Spalte entspricht, bis zur Hinterhauptsgrenze. Nach vorn ist die Hauptfurche, die in querer Richtung von oben nach unten verläuft, der Rolando-sche Spalt oder die Centralfurche (*R* Fig. 65); vor und hinter ihr bemerkt man am Gehirn des Menschen und der höheren Affen eine Querfalte, die vordere und hintere Centralwindung (*VC*, *HC* Fig. 65); beide sind durch kürzere Querfurchen von ihrer Umgebung, jene von den Stirnwindungen, diese vom Vorzwickel, geschieden. Eine letzte, tiefgehende Querfurche sieht man endlich an der hinteren Grenze des Occipitalhirns: es ist die horizontale Occipitalfurche, die sich zwischen dem Zwickel und den an die Hirnbasis herabtretenden Windungen einsenkt (*O'*). Im ganzen befinden sich demnach fünf stärkere Querfurchen an der Oberfläche des Occipitalhirns, von denen drei den Ausläufern der Bogenwindung und ihrer Umgrenzung angehören. Dagegen wird am Stirn- und Schläfetheil, also nach vorn vom aufsteigenden, nach unten vom horizontalen Ast der Sylvischen Spalte, der Verlauf der Furchen und Windungen im allgemeinen ein longitudinaler, wobei sie sich zugleich

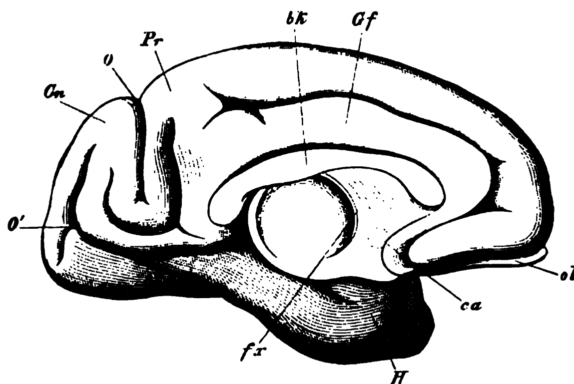


Fig. 64. Gehirn eines Affen (Macacus) auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. Nach Gratiolet. *Gf, ol, H, bk, fx, ca* wie in der vorigen Figur. *Pr* Vorzwickel. *Cn* Zwickel. *O* senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* horizontale Hinterhauptsfurche.

bogenförmig um den Stiel der Sylvischen Spalte krümmen. Sowohl am Frontal- wie am Temporaltheil des Gehirns kann man drei solche Längsfalten unterscheiden; sie bilden die drei Stirn- und die drei Schläfewindungen (F_1—F_3, T_1—T_3), welche auch noch an der Basis des Gehirns sichtbar sind (Fig. 52, S. 120). Daran schließen sich nach hinten die drei Occipitalwindungen (O_1—O_3). An der Uebergangsstelle des Occipitaltheils in den Temporaltheil nehmen die Falten eine Mittelstellung ein zwischen dem queren und longitudinalen Verlauf, so dass hier in den Parietalwindungen (P_1—P_3) ein allmählicher Uebergang aus der einen in die andere Richtung stattfindet; nicht so am Stirntheil, wo die drei Frontalwindungen plötzlich durch die auf sie senkrechte vordere Centralwindung unterbrochen werden. Hiernach besteht der wesentliche Unterschied des Gehirns der Primaten von dem der übrigen Säugethiere

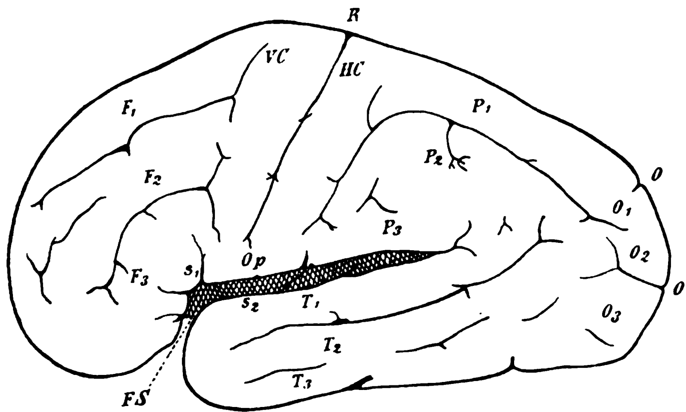


Fig. 65. Furchen und Windungen des menschlichen Gehirns. Linke Seitenansicht. *FS* Sylvische Spalte. s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. *Op* Klappdeckel (operculum), von welchem der Insellappen (Fig. 56 *J*) bedeckt ist. F_1 erste, F_2 zweite, F_3 dritte Stirnwindung. *VC* vordere, *HC* hintere Centralwindung. *R* ROLANDO'sche Spalte oder Centralfurche. T_1 erste, T_2 zweite, T_3 dritte Schläfenwindung. P_1 erste, P_2 zweite, P_3 dritte Parietalwindung. O_1 erste, O_2 zweite, O_3 dritte Occipitalwindung. *O* senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* horizontale Hinterhauptsfurche.

darin, dass bei den Primaten die queren Furchen am Occipital-, die longitudinalen am Frontaltheil vorkommen, während bei den meisten andern Säugethieren das umgekehrte der Fall ist. Ein entsprechender Unterschied findet sich im Verlauf der Bogenwindung: diese tritt bei den Primaten am hinteren, bei den niederen Säugethieren am vorderen Theil der Oberfläche zu Tage, was sich am deutlichsten zeigt, wenn man das Primatengehirn mit einem anderen Sängethierhirn auf dem Medianschnitt vergleicht (Fig. 63 und 64). Diese Differenzen hängen wahrscheinlich mit

dem abweichenden Wachsthumsgesetz beider Gehirnformen zusammen. Das Hirn der meisten Säugethiere wächst während seiner Entwicklung in seinem Occipitaltheil stark in die Breite, der Stirntheil bleibt schmal: es gewinnt daher meist eine nach vorn keilförmig verjüngte Form. Beim Gehirn der Primaten dagegen überwiegt am Occipitaltheil das Längen-, am Frontaltheil das Breitenwachsthum: es nimmt so die Form eines Ovoides an, dessen Hälften vorn sich innig berühren, während sie hinten klaffend auseinandertreten und überdies durch geringere Höhe Raum lassen für das kleine Gehirn, das von ihnen bedeckt wird.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Querfurchen am großen Gehirn des Menschen und wahrscheinlich der Primaten überhaupt die ursprünglichen sind, indem sie bei jenen nach ECKER schon im fünften Monat des Embryonallebens auf der zuvor glatten Oberfläche sich auszubilden beginnen, während die ersten Spuren der Longitudinalfurchen erst im Laufe des siebenten Monats erscheinen[1]. Solcher queren, in Bezug auf die Sylvische Spalte annähernd radiären Furchen bemerkt man am fötalen Gehirn vier bis fünf. Die stärkste unter ihnen wird zur Centralfurche. Bei den Affen ist dieselbe weniger ausgebildet, dafür ist hier die weiter nach hinten liegende senkrechte Occipitalfurche *O*, die darum auch als Affenspalte bezeichnet wird, mehr entwickelt. Die hinter dieser befindliche horizontale Occipitalfurche ist am menschlichen Gehirn hauptsächlich auf dem Medianschnitt sichtbar (Fig. 53 S. 122 und Fig. 65 *O'*). Sie ist es, der eine Hervorragung im hintern Horn, die Vogelklaue des Primatengehirns, entspricht (*vk* Fig. 55, S. 124). Beim Menschen vereinigt sie sich mit der senkrechten Occipitalfurche unter spitzem Winkel, so dass hier der Zwickel ein keilförmig ausgeschnittener, von der Bogenwindung scheinbar getrennter Lappen ist (*Cn* Fig. 53). Bei den Affen ist die horizontale Occipitalfurche weniger tief, der Zusammenhang des Zwickels mit der Bogenwindung wird daher unmittelbar sichtbar (Fig. 64). Während so in dem hinter der Centralfurche gelegenen Theil des Primatengehirns noch mehrere starke Querfurchen sich ausbilden, sind diese in der vorderen Hälfte weniger ausgeprägt. Dagegen kommen die in der späteren Zeit der Embryonalentwicklung erscheinenden longitudinalen Furchen und Windungen gerade am Stirn- und Schläfetheil zur Ausbildung. Die an dem Gehirn aller Primaten zu unterscheidenden drei Longitudinalfalten bilden an Stirne und Schläfen einen unteren, mittleren und oberen Windungszug (Fig. 65). Aber diese Windungszüge bilden nicht, wie bei vielen anderen Säugethieren, die Sylvische Spalte umkreisend zusammenhängende Windungsbogen, sondern die drei Stirnwindungen werden durch die vordere Centralwindung unterbrochen, von den drei Schläfewindungen verläuft sogar nur die oberste in einem starken, den horizontalen Schenkel der Sylvischen Spalte umgreifenden Bogen bis zur hinteren Centralwindung, die zweite und dritte werden durch die von den übrigen Radiärfurchen des Occipitalhirns umgrenzten Lappen, den Vorzwickel und Zwickel, in ihrem Lauf aufgehalten und setzen sich dann auf der Oberfläche des Scheitelhirns in die Parietalwindungen (P_1—P_3) fort. Die letzteren zeigen

[1] ECKER, Archiv f. Anthropologie, Bd. 3, 1868, S. 203. PANSCH, ebend. S. 227.

in Folge dieses Zusammenstoßens verschiedener Windungssysteme am wenigsten einen regelmäßigen Verlauf: die dritte dieser Windungen (P_3), die das hintere Ende der Sylvischen Spalte begrenzt, wird wegen dieser Lage als der gyrus angularis bezeichnet. In der Mediananansicht (Fig. 53, S. 122) grenzen die beiden ersten Parietalwindungen an den Vorzwickel und Zwickel (*Pr*, *Cn*), die hier als directe Fortsetzungen der Bogenwindung (*Gf*) erscheinen. An der Basis des Gehirns hängt die untere Schläfenwindung vorn mit dem kolbenförmigen Ende des hippokampischen Lappens zusammen, hinten geht sie in den äußeren Schenkel eines U-förmig gekrümmten Windungszuges über, welcher die Basis des Occipitalhirns einnimmt, und dessen innerer Schenkel in den Stiel des hippokampischen Lappens einmündet (*O* Fig. 52, S. 120). Der vordere Theil der Gehirnbasis wird von den nach unten umgeschlagenen drei Stirnwindungen eingenommen, von denen die mittlere und untere am Rand der Sylvischen Spalte in einander übergehen (F_1, F_2, Fig. 52)[1].

Das Furchungsgesetz der Hirnoberfläche lässt sich, wie ich glaube, theils aus den eigenen Wachsthumsspannungen des Gehirns, theils aus dem Einfluss der umschließenden Schädelkapsel auf dasselbe ableiten. Auf die erste dieser Bedingungen dürften die in der frühesten Zeit der Entwicklung auftretenden Furchen zurückzuführen sein. Soll eine Oberfläche durch Faltenbildung an Ausdehnung zunehmen, so wird sie in derjenigen Richtung sich aufrollen, in welcher dies mit dem geringsten Widerstande geschehen kann. Ist die Oberfläche in transversaler Richtung stärker gespannt als in longitudinaler, so wird sie demnach in transversale Falten gelegt oder um eine transversale Achse aufgerollt, ähnlich wie ein feuchtes Papier, an dem man rechts und links einen Zug ausübt; umgekehrt muss sie, wenn die Spannung in longitudinaler Richtung stärker ist, sich longitudinal falten. Findet die Faltung regelmäßig in einer Richtung statt, so wird dies demnach bedeuten, dass der Spannungsunterschied der Oberfläche während ihres Wachsthums ein constanter war; eine unregelmäßige Faltung wird dagegen andeuten, dass die Richtung der größten Spannung gewechselt hat. Wenn nun irgend ein Gebilde nach verschiedenen Richtungen mit ungleicher Geschwindigkeit wächst, so entstehen an der Oberfläche desselben Spannungen, die in verschiedenen Richtungen ungleich sind, und zwar muss die Richtung der größten Spannung zur Richtung der größten Wachsthumsenergie senkrecht sein; denn ein wachsendes Gebilde kann als ein zusammenhängender elastischer Körper betrachtet werden, bei welchem die durch das Wachsthum veranlasste Deformation irgend eines Theils auf alle anderen eine dehnende Wirkung ausübt, die an denjenigen Punkten am größten sein wird, wo die geringste selbständige Deformation stattfindet. Die Furchung des kleinen Gehirns mit seinem einfachen Wachsthums- und Faltungsgesetz scheint dieses Princip um so mehr zu bestätigen, da nach der Lage desselben die Einflüsse der Schädelform hier hinwegfallen dürften. Am kleinen Gehirn überwiegt aber bedeutend während seiner ganzen Entwicklung das Längenwachsthum. Seine größte Oberflächenspannung findet daher in der transversalen Richtung statt, in der

---

[1] BISCHOFF, Abhandlungen der bayer. Akademie der Wissensch. X. 1868. ECKER, Die Hirnwindungen des Menschen. 1869. PANSCH, Die Furchen und Wülste am Großhirn des Menschen. 1879. FLATAU und JACOBSOHN, Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugethiere. I. 1899.

in Wirklichkeit seine Furchen verlaufen. Nach dem gleichen Princip dürfen wir erwarten, dass bei den Primaten die Faltenbildung des großen Gehirns mit zwei verschiedenen Wachsthumsperioden desselben zusammenfällt, mit einer ersten, in der allgemein das Wachsthum in der Richtung von vorn nach hinten ein Maximum ist, und mit einer zweiten, in der am Stirn- und Temporaltheil die Wachsthumsenergie in transversaler Richtung überwiegt. In der That zeigt die Vergleichung embryonaler Gehirne aus verschiedenen Stadien der Entwicklung, dass die Durchmesserverhältnisse des menschlichen Gehirns während der Ausbildung seiner Form wesentliche Veränderungen erfahren. Während der ersten Wochen der Entwicklung nähert sich das Gehirn im ganzen noch der Kugelform, der longitudinale Durchmesser ist vom größten Querdurchmesser wenig verschieden. Dieser letztere liegt hinter der Sylvischen Spalte, die, da sich der Schläfelappen noch nicht entwickelt hat, in dieser Zeit eigentlich noch eine Grube darstellt. Indem sich die Grube zur Spalte schließt, rückt der größte Querdurchmesser weiter nach vorn und fällt mit der Stelle zusammen, wo die Spalte vom Schläfelappen überwachsen wird. Während dieser ganzen Zeit überflügelt aber der Längsdurchmesser der Hemisphären immer mehr deren queren, so dass das Verhältniss beider, das noch im dritten Monat 1 : 0,9 war, im Verlauf des fünften und sechsten auf 1 : 0,7 herabsinkt. In diese Zeit fällt nun die Ausbildung der ersten bleibenden Furchen, die sämmtlich Querfurchen sind, und zwar entstehen zuerst, im Laufe des fünften Monats, die Centralfurche, die senkrechte und horizontale Hinterhauptsfurche, wozu sich im Laufe des sechsten Monats die übrigen primären Radiärfurchen gesellen[1]. Vom Ende des sechsten Monats an beginnen sich nun die Wachsthumsverhältnisse des Gehirns zu verändern. Zwar bleibt die Totalform, wie sie im Verhältniss des Längendurchmessers zum größten Querdurchmesser sich ausspricht, im wesentlichen die nämliche, wohl aber treten in dem Wachsthum der einzelnen Theile bedeutende Verschiedenheiten gegen früher hervor. Vergleicht man fötale Gehirne vom sechsten bis zum siebenten Monat, so fällt bei der Betrachtung von oben sogleich auf, dass, während der von der Centralfurche nach hinten sich erstreckende Theil in seinem Breite- und Längedurchmesser annähernd gleichförmig zunimmt, der Stirntheil des Gehirns mehr in die Breite wächst. Eine ähnliche Veränderung erfährt der Schläfelappen. Die vordere Spitze desselben reicht schon beim sechsmonatlichen Fötus bis nahe an den nach unten umgeschlagenen Rand des Stirnlappens, aber er ist noch schmal, so dass die Sylvische Grube weit offen ist. In den folgenden Monaten erst schließt sich dieselbe zur Spalte, indem der Schläfelappen vorzugsweise in die Höhe, verhältnissmäßig weniger in die Länge wächst. Die hier angedeuteten Veränderungen treffen nun genau mit der Ausbildung des zweiten Faltensystems, der longitudinalen Furchen, zusammen. Da vorzugsweise das Frontalhirn in die Breite wächst, so müssen hauptsächlich die Stirnwindungen die longitudinale Richtung annehmen. Der Schläfelappen wächst am raschesten in die Höhe, auch hier müssen demnach die sich bildenden Falten von hinten nach vorn verlaufen, im Sinne des um die Sylvische Spalte gekrümmten Bogens. An beiden Theilen der Gehirnoberfläche nehmen nicht nur die neu sich bildenden Falten diese Richtung

[1] ECKER, Archiv f. Anthropologie, Bd. 3, 1868, S. 212. Vgl. die Abbildungen embryonaler Gehirne in der 1.—3. Aufl. dieses Werkes. 3. Aufl. Fig. 52 S. 93.

an, sondern auch einige anfänglich radiär verlaufende werden später longitudinal und bogenförmig gekrümmt. So gewinnt die Centralfurche selbst eine schräge Stellung; die untere Stirn- und die obere Schläfenfurche sind im sechsten Monat als radiäre oder transversale Furchen angelegt, ordnen sich dann aber durch die Richtungsänderung, die sie erfahren, dem System der Longitudinalfurchen unter. Anders verhält es sich mit dem zwischen der Centralfurche und der Hinterhauptsspitze gelegenen Theil der Hirnoberfläche. Hier behalten im allgemeinen die transversalen Falten ihre ursprüngliche Richtung, während sie an Tiefe und Ausdehnung zunehmen und nur gegen den Schläfelappen hin allmählich in die longitudinale Bahn übergehen[1].

Eine dem Wachsthum des Gehirns entgegengesetzte Wirkung muss nun der Widerstand der Schädelkapsel hervorbringen, der sich aber wahrscheinlich erst von der spätesten Zeit des Embryonallebens an und nach der Geburt, in der Zeit, wo sich die bleibende Schädelform ausbildet, namentlich in Folge des verschiedengradigen Wachsthums der Knochen längs der einzelnen Nähte und des successiven Verschlusses der letzteren, geltend macht. Findet das wachsende Gehirn einen äußeren Widerstand, so muss es sich in Falten legen, welche die Richtung des geringsten Widerstandes einhalten. Bei der dolichocephalen Schädelform werden also die Furchen vorzugsweise longitudinal, von vorn nach hinten, bei der brachycephalen werden sie transversal verlaufen. In der That ist ein solcher Zusammenhang der vorherrschenden Windungsrichtung mit der Schädelform von L. Meyer[2] und Rüdinger[3] gefunden worden. Die wirkliche Faltung eines gegebenen Gehirns wird demnach das resultirende Erzeugniss dieser beiden Wirkungen der selbständigen Wachsthumsspannungen und der äußeren Widerstände sein, von denen die ersteren hauptsächlich in den ursprünglich angelegten Furchen, die letzteren in den später hinzutretenden Veränderungen zur Geltung kommen.

Fünftes Capitel.

Verlauf der nervösen Leitungsbahnen.

1. Allgemeine Verhältnisse der Leitung.

Die Betrachtung der Baubestandtheile des Nervensystems hat uns bereits zu der allgemeinen Anschauung geführt, dass Gehirn und Rückenmark samt den aus ihnen entspringenden Nerven ein System von Nervenzellen bilden, die durch fibrilläre Ausläufer theils direct theils durch den Contact jener Faserelemente in Verbindung stehen. Die äußeren Form-

[1] Messungen embryonaler Gehirne, welche die obigen Angaben unterstützen, habe ich in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 101) mitgetheilt.

[2] Centralblatt für die med. Wissensch. 1876, Nr. 43.

[3] Rüdinger, Ueber die Unterschiede der Großhirnwindungen nach dem Geschlecht beim Fötus und Neugeborenen. 1877, S. 5 ff.

verhältnisse der Centralorgane unterstützen diese Vorstellung. Denn sie lehren uns eine Reihe von Formationen grauer Substanz kennen, welche die von den äußeren Organen herankommenden Fasern sammeln und ihre Verbindung mit andern, namentlich mit höher gelegenen grauen Anhäufungen vermitteln, bis die zuerst in den Rückenmarkssträngen, dann in den Hirnschenkeln und im Stabkranz nach oben strebenden Leitungsbahnen in die Hirnrinde eintreten, wo nun die Commissuren auf Zusammenhänge der centralen Regionen beider Hirnhälften und die Bogenfasern auf solche zwischen Rindenbezirken einer und derselben Hemisphäre hinweisen. So legen überall schon die äußeren Formverhältnisse der Centralorgane die Frage nahe, wie im einzelnen der Verlauf der nervösen Leitungsbahnen beschaffen sei. Freilich wird hier, entsprechend den vielseitigen Verbindungen, welche die einzelnen Zellenterritorien mit ihren Ausläufern darbieten, von vornherein anzunehmen sein, dass solche Leitungsbahnen nirgends streng gegeneinander abzugrenzen sind, und dass sie sich namentlich unter geänderten Functionsbedingungen mannigfach gegen einander verschieben können. Immerhin wird man, auch unter der Voraussetzung eines solchen relativ variabeln functionellen Zusammenhangs, wie sie durch die Neuronentheorie nahe gelegt wird, nach den bevorzugten Leitungswegen zu fragen berechtigt sein, nach denen also, die unter normalen Verhältnissen vorzugsweise bestimmte Verbindungen der centralen Gebiete untereinander und mit den peripheren Anhangsorganen des Nervensystems vermitteln. Im Anschlusse hieran wird sich dann aber auch unter Umständen die weitere Frage erheben, welches die Hülfs- oder Zweigbahnen sind, die in gewissen Fällen der Leitungsunterbrechung oder der Functionshemmung an die Stelle der normalen Leitungswege treten können.

Nach der Richtung, in welcher die Reizungsvorgänge übertragen werden, unterscheiden wir nun die Leitungsbahnen im allgemeinen in centripetale und centrifugale. Bei den ersteren beginnt die Reizung an irgend einer Stelle der Peripherie des Körpers und nimmt die Richtung nach dem Centralorgan. Bei den letzteren geht sie vom Centralorgan aus und ist nach peripheren Theilen gerichtet. Die physiologischen Effecte der centripetal geleiteten Reizung sind, sobald sie zum Bewusstsein gelangen, Empfindungen. Häufig tritt zwar dieser Enderfolg nicht ein, sondern die Erregung reflectirt sich, ohne auf das Bewusstsein zu wirken, in einer Bewegung. Doch werden auch in diesem Fall wenigstens theilweise die nämlichen Leitungswege in Anspruch genommen. Wir bezeichnen daher die centripetalen Leitungsbahnen allgemein als sensorische. Von mannigfaltiger Art sind die physiologischen Resultate der centrifugal geleiteten Reizungen: diese können sich in Bewegungen quergestreifter

und glatter Muskeln, in Secretionen, Wärmesteigerung und in der Erregung peripherer Sinnesorgane durch innere Reize äußern. In der nachfolgenden Darstellung werden wir jedoch hauptsächlich die motorischen sowie die centrifugal-sensorischen Bahnen berücksichtigen, da diese die für psychologische Erfolge allein in Betracht kommenden Antheile der centrifugalen Leitungen bilden. Denjenigen Muskelbewegungen, die aus der directen Umsetzung einer sensorischen Reizung in eine motorische Erregung hervorgehen, oder den Reflexbewegungen, stellen wir jene, die zunächst aus einer inneren Reizung in den motorischen Gebieten des Centralorgans entspringen, als automatische Bewegungen gegenüber. Bei den Reflexbewegungen werden somit nach einander die centripetale und centrifugale Leitung, bei den automatischen wird unmittelbar nur die letztere in Anspruch genommen[1].

Solange der Reizungsvorgang innerhalb der Continuität bestimmter Nervenfasern verbleibt, wie dies in den oft weite Strecken durchlaufenden peripheren Nerven der Fall ist, bleibt er im allgemeinen innerhalb einer jeden Nervenfaser isolirt; er springt nicht auf benachbarte Bahnen über. Man hat diese Thatsache als das »Gesetz der isolirten Leitung« bezeichnet und meistens angenommen, dasselbe sei auch für die Leitungsbahnen innerhalb der Centralorgane gültig, da ein genau localisirter äußerer Eindruck auf eine Sinnesoberfläche eine scharf begrenzte Empfindung, ein auf eine bestimmte Bewegung gerichteter Willensimpuls eine umschriebene Muskelzusammenziehung hervorzubringen pflegt. Aber mehr als eine unter normalen Verhältnissen in der Regel stattfindende Sonderung der Vorgänge in den Hauptbahnen beweisen diese Thatsachen nicht; eine strenge Isolirung der Reizung innerhalb jeder Primitivfibrille ist nicht einmal während des peripheren Verlaufs derselben sichergestellt, und innerhalb der Centralorgane ist eine solche sowohl nach den in Cap. II erwähnten allgemeinen Structurverhältnissen wie nach den Erscheinungen stellvertretender Function, die wir unten kennen lernen werden, ausgeschlossen. Hier kann vielmehr nur von einem Princip der bevorzugten Leitung oder von einer Hauptbahn die Rede sein, welche in Neben- und Hülfsbahnen ihre Ergänzung findet.

2. Methoden zur Erforschung der Leitungsbahnen.

Die Nachweisung der Leitungsbahnen kann sich dreier Methoden bedienen, die sich, da jede an gewissen Unvollkommenheiten leidet, womöglich ergänzen müssen. Die erste besteht in dem physiologischen

[1] Vgl. hierzu die allgemeine Erörterung der Reflexerregungen in Cap. III. S. 79 ff.

Experiment, die zweite in der anatomischen Untersuchung, die dritte in der pathologischen Beobachtung.

Das physiologische Experiment sucht auf zwei Wegen Aufschlüsse über den Verlauf der Leitungsbahnen zu gewinnen: durch Reizungsversuche und durch Unterbrechungen der Leitung mittelst der Trennung der Theile. Im ersten Fall erwartet man im allgemeinen Steigerung, im zweiten Aufhebung der Function derjenigen Organe, die mit dem gereizten oder getrennten Theil in Verbindung stehen. Bei der Erforschung der centralen Leitungswege sind aber diese Methoden mit ungewöhnlichen Schwierigkeiten und Mängeln verknüpft. Selbst die tadellose Ausführung eines Reizungs- oder Durchschneidungsversuchs gestattet im günstigsten Fall einen bestimmten Punkt einer Leitungsbahn festzustellen: um den ganzen Verlauf einer solchen zu ermitteln, müssten zahlreiche derartige Versuche von der letzten Endigung im Gehirn an bis zum Austritt der zugehörigen Nerven ausgeführt werden, eine Aufgabe, deren Lösung völlig aussichtslos ist, da im Innern des Gehirns die isolirte Reizung oder Trennung einer Leitungsbahn unüberwindliche Hindernisse darbietet. Nur für zwei Fragen sind daher diese Methoden mit einigem Erfolg angewandt worden: für die Frage nach dem Verlauf der Leitungsbahnen in dem einfachsten der Centralorgane, im Rückenmark, sowie in den nächsten Fortsetzungen der Rückenmarksstränge, den Hirnschenkeln; und für die Frage nach der Zuordnung bestimmter Gebiete der Hirnrinde zu bestimmten peripheren Organen des Körpers. Die erste dieser Fragen hat man namentlich mittelst isolirter Durchschneidung einzelner Markstränge, die zweite durch beschränkte Reizungs- und Exstirpationsversuche einzelner Rindengebiete zu beantworten gesucht. Doch selbst bei dieser Beschränkung ist es schwierig, einwurfsfreie Resultate zu gewinnen. Jede Reizung theilt sich fast unvermeidlich umgebenden Theilen mit, namentlich bei dem wegen seiner sonstigen Vorzüge fast allein anwendbaren Reizmittel, dem elektrischen Strom. Das nämliche gilt von den Störungen, die einer Trennung der Nervensubstanz nachfolgen. Ist es endlich geglückt, die Einwirkung möglichst zu isoliren, so bleibt oft genug die Deutung der Erscheinungen unsicher. Die Muskelcontraction, die einer Reizung folgt, kann unter Umständen ebenso gut von einer directen Erregung motorischer Fasern, wie von einer Reaction auf Empfindungseindrücke herrühren. Die Functionsstörungen aber, die in Folge von Durchschneidungen und Exstirpationen eintreten, lassen sich immer erst nach längerer Beobachtung feststellen. Hierbei wird dann die Sicherheit der Resultate wieder dadurch beeinträchtigt, dass sich die direct erzeugten Störungen allmählich ausgleichen, indem statt der Hauptbahn die oben erwähnten Nebenbahnen in Function treten.

Die Lücken, die das physiologische Experiment lässt, ergänzt die anatomische Untersuchung. Sie hat successiv zwei Wege eingeschlagen: die makroskopische Zerfaserung des gehärteten Organs und die mikroskopische Zerlegung desselben in eine Reihe dünner Schnitte. Wenn die erste dieser Methoden wegen der Gefahr, die sie in sich schließt, Kunstproducte des zerlegenden Messers für wirkliche Faserzüge anzusehen, mehr und mehr gegenüber der zweiten zurücktreten musste, so bietet sie immerhin vorsichtig angewandt ein schätzbares Hülfsmittel zur Orientirung über gewisse breitere Verlaufswege. Anderseits hat die Interpretation, welche die zweite Methode fordert, einen um so größeren Spielraum, je weniger das ideale Ziel der mikroskopischen Durchforschung des Centralorgans, seine vollständige Zerlegung in eine unendliche Zahl von Schnitten genau bestimmter Richtung, thatsächlich erreichbar ist. Wesentlich vervollkommnet wurde übrigens in neuerer Zeit die mikroskopische Zergliederung durch die Anwendung der Färbungsmethoden, die eine sicherere Sonderung der nervösen von anderen Elementartheilen und dadurch eine weitergehende Verfolgung des Zusammenhangs der ersteren möglich machten[1]. Eine Ergänzung findet ferner die anatomische an der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Indem diese feststellt, dass die Ausbildung der Markscheiden in den einzelnen Fasersystemen des Centralorgans in verschiedenen Zeiträumen der fötalen Entwicklung erfolgt, macht sie es möglich, gewisse wahrscheinlich physiologisch zusammengehörige Verlaufsbahnen isolirt zu verfolgen. Auch diese Methode findet freilich daran ihre Grenze, dass die gleichzeitig entwickelten Systeme immer noch Fasern einschließen können, die eine verschiedene functionelle Bedeutung besitzen[2].

Die pathologische Beobachtung, indem sie zu der Ermittelung der functionellen Störungen diejenige der anatomischen Veränderungen hinzufügt, vereinigt in gewissem Grade die Vorzüge der physiologischen mit denjenigen der anatomischen Untersuchung. Für die Erforschung der Leitungswege aber ist die pathologisch-anatomische Beobachtung vor allem dadurch fruchtbar geworden, dass sie sich auf ein ähnliches Princip wie die entwicklungsgeschichtliche stützen kann, weil die zu bestimmten Functionsherden gehörenden Fasern in Folge der aufgehobenen Function

---

[1] Als die folgenreichsten dieser Methoden seien erwähnt: das von GOLGI ausgebildete Verfahren der Metall- (namentlich Silber-) Imprägnation, die von WEIGERT eingeführte Hämatoxylin- und die von EHRLICH zuerst angewandte Methylenblaufärbung. Näheres über diese und andere Methoden vgl. bei OBERSTEINER, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane[3]. 1896, S. 7 ff., und EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane[6]. 1900, S. 3 ff.

[2] FLECHSIG, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. 1876. CÉCILE VOGT, Étude sur la myélisation des hémisphères cérébraux. 1900. Vgl. unten Nr. 5 und 6.

secundär erkranken. Wenn daher nicht sonstige Bedingungen eine zufällige Coexistenz der Erkrankung wahrscheinlich machen, so können solche Fasern, die gleichzeitig pathologisch verändert sind, als functionell zusammengehörige aufgefasst werden[1]. Von besonderem Vortheil ist sodann die Verbindung der Beobachtung secundärer Degenerationen mit dem physiologischen Experimente. Diese combinirte Methode kann wieder zwei Wege einschlagen. Entweder wird an irgend einer Stelle des centralen oder peripheren Nervensystems eines Thieres eine Continuitätstrennung vorgenommen und die eintretende Functionsstörung beobachtet, worauf dann nach längerer Zeit auf anatomischem Wege die Bahnen festzustellen sind, auf denen sich die secundäre Degeneration ausbreitet; oder es wird in früher Lebenszeit ein peripheres Organ, wie das Auge, das Ohr, zerstört und der Einfluss beobachtet, den dieser Ausfall bestimmter Functionen auf die Entwicklung der Centralorgane ausübt[2]. Im ersteren Fall zeigen die Nervenfasern die in Fig. 23 S. 45 dargestellten successiven Stadien der Veränderung. Im zweiten Fall sinken die den Centren der aufgehobenen Functionen entsprechenden Hirntheile ein, und die mikroskopische Untersuchung zeigt in ihnen die Nervenzellen in den verschiedenen Graden der Schrumpfung, die ihrem schließlichen völligen Schwunde vorangehen (Fig. 22 *B* S. 45).

Für die Erforschung der mikroskopischen Structur der Centralorgane haben STILLINGS Arbeiten zuerst ein umfangreiches Material geliefert. Die ersten Versuche, aus den nach STILLINGS Methode gewonnenen mikroskopischen Schnittbildern ein Structurschema des ganzen Cerebrospinalorgans und seiner Leitungswege zu entwerfen, rühren von MEYNERT und LUYS[3] her. Unter ihnen hat sich MEYNERT durch das von ihm auf Grund umfassender Forschungen und mit Hülfe einer seltenen Combinationsgabe entworfene Bild der Gehirnstructur ein großes Verdienst erworben. Ist auch sein Schema der Leitungsbahnen vielfach hypothetisch und in manchen Punkten unhaltbar geworden, so bot es doch einen Ausgangspunkt für weitere Forschungen, die von nun an zumeist theils ergänzend, theils berichtigend an das MEYNERT'sche Structurbild anknüpften, und bei denen namentlich die Verwerthung der verschiedenen, eine sichere Erkennung der nervösen Elemente gestattenden Methoden der Färbung, der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung und der secundären Degenerationen eine wichtige Rolle spielen. Die entwicklungsgeschichtliche

---

[1] L. TÜRCK, Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl. Bd. 6, 1851, S. 288. Bd. 11, 1853, S. 93. CHARCOT, Ueber die Localisationen der Gehirnkrankheiten, deutsch von FETZER. Bd. 1, 1878, S. 159. FLECHSIG, Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark. 1878.

[2] GUDDEN, Archiv f. Psychiatrie. Bd. 2, 1870, S. 693. FOREL, ebend. Bd. 18, 1887, S. 162. VON MONAKOW, ebend. Bd. 27, 1895, S. 1 u. 386.

[3] MEYNERT, Art. Gehirn in STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 694 ff. Psychiatrie. 1. Hälfte. 1884. LUYS, Recherches sur le système nerveux cérébro-spinal. 1865. Das Gehirn, sein Bau und seine Verrichtungen. (Internat. wissensch. Bibliothek.) 1877.

Untersuchung stützt sich auf die in den verschiedenen Fasersystemen zu verschiedener Zeit erfolgende Entstehung der Markscheiden, die an der mit dieser erst eintretenden weißen Färbung des Marks leicht kenntlich ist. Die Merkmale der secundären Degeneration bestehen dagegen in einer allmählichen Umwandlung der Markscheiden: diese werden tinctionsfähig für gewisse Farbstoffe, wie Carmin, in welchen normale Markscheiden sich nicht färben, und schwinden dann gänzlich; zugleich wandeln sich die Achsencylinder in bindegewebige Fasern um, zwischen denen Fettkörnchenzellen auftreten. Der Werth der Degenerationen für die Erforschung der Leitungswege beruht darauf, dass die Veränderung stets innerhalb zusammenhängender Fasersysteme fortschreitet, und dass die Richtung, in der dies geschieht, nach einem zuerst von WALLER aufgestellten Gesetze für alle Fasern mit der Leitungsrichtung zusammenfällt, so dass also die Degeneration der motorischen Fasern centrifugal, diejenige der sensorischen centripetal erfolgt. Doch scheint dieses WALLER'sche Gesetz, ähnlich wie das der isolirten Leitung, nur für die Hauptrichtung des Fortschritts der Degeneration zu gelten, da bei länger bestehender Unterbrechung der Leitung sowie namentlich bei jugendlichen Thieren immer auch die entgegengesetzte Richtung in gewissem Grade ergriffen wird. Wie die von ihren Centren getrennten Nerven, so atrophiren aber, wenngleich erst nach längerer Zeit, die Nervenzellen, die in Folge der Durchschneidung der aus ihnen entspringenden Nerven functionslos geworden sind. Wieder tritt eine solche secundäre Atrophie centraler Elemente, deren Anfangssymptome die oben in Fig. 22 dargestellten Veränderungen sind, leichter bei jugendlichen Thieren ein. Auch beim erwachsenen Menschen kann sie aber nach lange bestandenem Defect vorkommen. So ist Schwund des Vierhügels nach dem Verlust des Auges und in einzelnen derartigen Fällen sogar secundäre Atrophie von Großhirnwindungen beobachtet worden.

3. Leitung in den Nerven und im Rückenmark.

a. Ursprung und Ausbreitung der Nerven.

Aus dem Rückenmark treten die Nervenwurzeln in zwei Längsreihen, einer hinteren und vorderen, hervor. Die hinteren Nervenwurzeln sind, wie die einfache Functionsprüfung mittelst Reizung oder Durchschneidung lehrt, sensibel: ihre mechanische oder elektrische Reizung erzeugt Schmerz, ihre Durchschneidung macht die ihnen zugeordneten Strecken der Haut unempfindlich; die vorderen Nervenwurzeln sind motorisch: ihre Reizung bewirkt Muskelcontraction, ihre Durchschneidung Muskellähmung. Die Fasern der hinteren Wurzeln leiten centripetal, nach ihrer Durchschneidung verursacht nur die Reizung des centralen Stumpfes Empfindung, nicht die des peripheren; die Fasern der vorderen Wurzeln leiten centrifugal, hier erzeugt Reizung des peripheren Stumpfes Muskelzuckung, nicht die des centralen.

Aus dieser von CARL BELL zuerst ausgesprochenen und daher unter dem Namen des BELL'schen Satzes bekannten Thatsache geht hervor,

dass an der Ursprungsstelle der Nerven die sensibeln und die motorischen Leitungsbahnen vollständig von einander gesondert sind. Für die Hirnnerven gilt der nämliche Satz mit der Erweiterung, dass bei den meisten derselben diese Scheidung nicht bloß auf einer kurzen, nahe dem Ursprung gelegenen Strecke, sondern entweder während ihres ganzen Verlaufes oder doch auf einem längeren Theil ihrer Bahn erhalten bleibt[1]. Ihren Grund hat die Vereinigung der sensiblen und motorischen Wurzeln zu gemischten Nervenstämmen ohne Zweifel in der räumlichen Endausbreitung der Nervenfasern. Die Muskeln und die sie bedeckende Haut werden von gemeinsamen Nervenzweigen versorgt. Die Trennung der functionell geschiedenen Leitungsbahnen auf ihrem ganzen Verlaufe bleibt daher nur bei jenen Hirnnerven bestehen, deren Endigungen ihren Ursprungsorten beträchtlich genähert sind, während die Ursprungsorte selbst weiter auseinandertreten. Hier führt der getrennte Verlauf einfachere räumliche Verhältnisse mit sich als die anfängliche Vereinigung jener sensiblen und motorischen Fasern, die sich zu benachbarten Theilen begeben. Wie der Ursprung, so richtet sich auch der periphere Verlauf der Nerven wesentlich nach den Bedingungen ihrer Verbreitung. Fasern, die zu gemeinsam wirkenden Muskeln oder zu benachbarten Theilen der Haut gehen, ordnen sich zusammen. Nachdem vordere und hintere Nervenwurzeln einen gemischten Nerven gebildet haben, gelangt daher letzterer nicht immer einfach und auf dem kürzesten Wege zu den Orten seiner Ausbreitung, sondern er tritt häufig mit andern Nerven in einen Faseraustausch. Auf diese Weise entstehen die sogenannten Nervengeflechte (Plexus). Die Bedeutung derselben wird man darin sehen dürfen, dass die Nervenfasern bei ihrem Ursprung aus dem Centralorgan zwar vorläufig bereits so geordnet sind, wie es den Bedingungen ihrer Verbreitung entspricht, dass aber diese Ordnung doch noch keine vollständige ist, sondern nachträglich ergänzt wird. Die Plexus treten deshalb vorzugsweise an solchen Stellen auf, an denen sich Körpertheile befinden, die starker Nervenstämme bedürfen, wie die beiden Extremitätenpaare. Hier machen es schon die räumlichen Bedingungen des Ursprungs unmöglich, dass die Nerven genau so aus dem Rückenmark hervortreten, wie sie in der Peripherie sich verbreiten. Außer dieser ergänzenden hat die Plexusbildung wohl auch noch eine compensirende Bedeutung. Beim Ursprung aus den Centralorganen werden diejenigen Nervenfasern einander am meisten genähert sein, die

[1] Rein sensibel sind nämlich Riech-, Seh- und Hörnerv, rein motorisch die Augenmuskelnerven, der Angesichts- und Zungenfleischnerv (Facialis, Hypoglossus); ähnlich den Rückenmarksnerven, d. h. nur nahe dem Ursprung unvermischt, sind der Trigeminus, Glossopharyngeus und der Vagus mit dem Accessorius; bloß bei diesen besitzt die sensible Wurzel ein Ganglion, das den andern Sinnesnerven fehlt.

in functioneller Verbindung stehen. Diese letztere geht aber nicht überall mit der räumlichen Ausbreitung zusammen. So vereinigen sich z. B. die Beuger des Ober- und Unterschenkels zu gemeinsamer Action: jene liegen aber an der Vorder-, diese an der Hinterseite des Gliedes und empfangen daher aus verschiedenen Nervenstämmen, jene vom Schenkel-, diese vom Hüftnerven, ihre Fäden. Haben nun die Nerven für die Beuger der ganzen Extremität einen benachbarten Ursprung, so müssen sie im Hüftgeflecht in jene nach verschiedenen Richtungen abgehenden Stämme sich ordnen. Wahrscheinlich kommt den einfacheren Verbindungen der Wurzelpaare mehr die ergänzende, den complicirteren Plexusbildungen mehr die compensirende Bedeutung zu.

Als BELL das nach ihm benannte Gesetz zuerst aufstellte, glaubte er auf Grund desselben einen specifischen Unterschied zwischen sensibeln und motorischen Nerven, der eben in dieser Verschiedenheit der Leitungsrichtung seinen Ausdruck finde, annehmen zu müssen, und die Physiologie ist ihm während längerer Zeit in dieser Annahme um so mehr gefolgt, da man auch sonst geneigt war, die Unterschiede der Leistung, z. B. die zwischen den verschiedenen Sinnesnerven, auf irgend welche unbekannte specifische Eigenschaften der Nerven zurückzuführen[1]. Als man sich dann später der Annahme einer Indifferenz der Nerven selbst gegenüber den durch ihre Reizung ausgelösten Vorgängen zuneigte, da war es zunächst nur die etwas bedenkliche äußere Analogie mit der elektrischen Leitung, auf die man sich dabei stützte[2]. Wenn trotzdem jene Annahme eines specifischen Leitungsvermögens der sensibeln und motorischen Nerven jetzt als widerlegt gelten darf, so sind es einerseits die Gesichtspunkte, welche die allgemeine Mechanik der Nervensubstanz den Leitungsvorgängen in der peripheren Nervenfaser entgegenbringt, die hier maßgebend sind (vgl. oben S. 74 ff.); anderseits sind es aber auch die morphologischen Thatsachen, die den Zusammenhang jener verschiedenen Leitungsrichtung mit der peripheren und centralen Verbindungsweise der Nervenfasern nahe legen. Die Figuren 20 und 21 (S. 42) gaben schon ein schematisches Bild der hier obwaltenden Verhältnisse. Jede motorische Faser ist, wie dort bemerkt wurde, Achsenfortsatz einer Nervenzelle; daher sie nach dem muthmaßlich überall für den Neuriten gültigen Princip der Kraftübertragung die in der Zelle entstehenden oder ihr durch ihre Dendriten

[1] KARL BELL, Physiologische und pathologische Untersuchungen des Nervensystems. A. d. Engl. von M. H. ROMBERG. 1836, S. 11 ff.

[2] Diese Analogie tritt schon sehr deutlich in den Erörterungen JOHANNES MÜLLERS (Lehrbuch der Physiologie[4]. Bd. 1, 1844, S. 623) hervor. Gleichwohl lässt MÜLLER selbst die Frage unentschieden. Der Erste, der sich entschieden dafür ausgesprochen hat, dass die Function der Nerven nur von den Organen bestimmt werde, mit denen sie in Verbindung stehen, ist, wie er anführt, J. W. ARNOLD gewesen.

zugeführten Reizungsvorgänge aufnehmen kann, wogegen die in ihr selbst entstandenen Erregungsvorgänge zwar vermöge der doppelsinnigen Ausbreitung aller Reizungen in der Nervenfaser der Zelle zugeführt werden, aber in der centralen Substanz derselben erlöschen (S. 93). Dagegen sind die Ursprungszellen der sensibeln Faser durchweg außerhalb des Centralorgans, bei den Wirbellosen meist in der Peripherie des Körpers, bei den Wirbelthieren wenigstens außerhalb des eigentlichen Rückenmarks gelegen, indem sie gewissermaßen abgesonderte kleine Centren, die in den Zwischenwirbellöchern liegenden Spinalganglien, bilden. Diese sind aber durchweg aus bipolaren Nervenzellen zusammengesetzt: sie entsenden demnach je zwei einander morphologisch gleichartige Fortsätze, die wahrscheinlich den Charakter der Dendriten besitzen. Bei den niederen Wirbelthieren treten diese Fortsätze an verschiedenen, bei den Fischen an einander gegenüber liegenden Stellen der Zelle hervor. Beim Menschen ist das Verhalten im Anfang der Entwicklung das nämliche. Dann aber verschmelzen im Lauf des Wachsthums die beiden Fortsätze an ihrem Ursprung, und die ursprünglich gesondert entspringenden Fortsätze erscheinen nun als Zweige eines einzigen (Fig. 21, S. 42), der jedoch den Charakter eines Protoplasmafortsatzes oder Dendriten beibehalten hat. Die beiden Fortsätze bilden so ein einziges Neuronengebiet (N_I), welches in zwei Hälften zerfällt, deren eine im Innern des Rückenmarks liegt und nach der Abgabe zahlreicher Collateralen in seinen Endfasern in ein zweites centrales Neuronengebiet (N_{II}) hineinreicht, während sich die andere in den sensibeln Nerven fortsetzt und schließlich in die Endfaserung zwischen den Oberhautzellen oder in besonderen, den Nervenausbreitungen als Stützapparate dienenden Endorganen auflöst (*H* Fig. 21). Danach werden wir, gemäß dem was früher (S. 35) über die Ausbreitung der in den Dendriten zugeleiteten Erregungen bemerkt wurde, annehmen dürfen, dass auch da, wo der centrale und der periphere Fortsatz getrennt aus der Zelle hervorkommen, der Reizungsvorgang ohne weiteres durch die Zelle übertragen wird. Wo vollends, wie beim Menschen, die Fortsätze in einen einzigen zusammenfließen (Fig 21), da wird sogar direct innerhalb der Faser selbst der Uebergang und dann die Uebertragung auf die höheren Neuronen (N_{II}) stattfinden können. Die Zelle Z_I scheint hier gewissermaßen aus der Nervenleitung selbst ausgeschaltet, was aber natürlich nicht hindert, dass sie ihre Bedeutung als Ernährungscentrum und Kraftreservoir beibehält. Somit wird, wenn wir uns in dieser Weise die Leitungsverhältnisse durch die Eigenschaften der Nervenzellen und die in ihnen stattfindende Endigung ihrer Fortsätze bedingt denken, das Princip der einsinnigen Leitung nur für die Neuronenverbindungen, nicht für die Nerven selbst gelten, da die

Reizung irgend eines Nerven in seinem Verlauf, so lange seine Continuität erhalten ist, eine Reizwelle zur Folge haben muss, die sich gleichzeitig centripetal und centrifugal ausbreitet. In der That steht aber auch einer solchen Annahme nicht das geringste im Wege. Selbstverständlich müssen ja, wenn ein sensibler Nerv durchschnitten ist, die dem peripheren Stumpf zugeführten Erregungen in der Peripherie ähnlich wirkungslos, d. h. ohne für uns als bewusste Empfindungen bemerkbar zu werden, verschwinden, wie die auf den centralen Stumpf durchschnittener motorischer Nerven wirkenden Reize in der mit dem Achsenfaden in Verbindung stehenden Zelle ausgelöscht werden. In beiden Fällen sind es also nicht die Eigenschaften der Nervenfasern, sondern die der Nervenzellen, deren verschiedene Beschaffenheit, namentlich mit Bezug auf die Ursprungsverhältnisse der Fortsätze, von vornherein darauf angelegt ist, die Leitungsrichtungen und die Art der Uebertragung von einem Neuronengebiet auf das andere zu vermitteln. Uebrigens werden wir Erscheinungen kennen lernen, die in der That für eine centrifugale Leitung bestimmter sensorischer Erregungen eintreten (S. 179 ff.).

b. Physiologie der Leitungsbahnen des Rückenmarks.

Ueber den weiteren Verlauf der in das Rückenmark eingetretenen Nervenbahnen im Innern dieses Centralorgans geben zunächst physiologische Versuche über die Erfolge der Reizung und namentlich über die Wirkungen der Durchschneidung einzelner Theile dieses Centralorgans Auskunft. Sie zeigen, dass, nachdem die motorischen Wurzeln in die vordere, die sensiblen in die hintere Hälfte des Rückenmarks eingetreten sind, die Hauptleitungen in der nämlichen Ordnung nach oben laufen. Eingriffe im vordern Theil des Marks haben vorzugsweise motorische, solche im hinteren sensorische Wirkungen. Dabei zeigt sich aber zugleich, dass sich schon im Rückenmark die einzelnen Fasersysteme mannigfach durchflechten. Namentlich beweisen die Erfolge der Trennung einer Markhälfte, dass nicht alle Leitungsbahnen auf der nämlichen Seite bleiben, auf der die Nervenwurzeln in das Mark eintreten, sondern dass ein Theil von der rechten in die linke Hälfte übertritt und umgekehrt. Allerdings sind die Angaben verschiedener Beobachter über Art und Umfang der nach halbseitigen Durchschneidungen eintretenden Leitungsstörungen nicht völlig übereinstimmend; auch bestehen offenbar nicht bei allen Thierclassen gleichförmige Verhältnisse. Sowohl die Versuche an Thieren wie pathologische Beobachtungen am Menschen gestatten aber keinen Zweifel, dass mindestens die sensorischen Fasern stets eine theilweise Kreuzung erfahren, da nach Trennung der einen

Markhälfte auf keiner Körperseite eine vollständige Lähmung der Empfindung eintritt. Variabler verhalten sich die motorischen Bahnen. Während die Versuche an Thieren ebenfalls auf eine partielle Kreuzung hinweisen, wobei aber immerhin die Mehrzahl der Fasern auf der gleichen Seite bleibt, schließt man aus pathologischen Beobachtungen, dass im Rückenmark des Menschen die motorischen Bahnen ungekreuzt verlaufen. Namentlich spricht hierfür die bekannte Thatsache, dass bei einseitigen apoplektischen Ergüssen im Gehirn immer nur eine Körperseite, und zwar die dem apoplektischen Herd entgegengesetzte, gelähmt ist. Da nun, wie wir unten sehen werden, eine vollständige Kreuzung der motorischen Bahnen im verlängerten Mark erfolgt, so müsste dieselbe nothwendig theilweise wieder compensirt werden, wenn erhebliche weitere Kreuzungen im Rückenmark stattfänden. Wie hiernach die motorische Hauptbahn im vorderen, so liegt die sensorische jedenfalls im hintern Theil des Marks. Doch machen sich hier bei Thieren in höherem Grade als beim Menschen Nebenbahnen geltend, die in die andern Marktheile abzweigen. Auch bei jenen verläuft aber jedenfalls der größte Theil der Fasern ungekreuzt. Denn Berührungseindrücke auf die Haut werden nach der Trennung der gleichseitigen Markhälfte nicht mehr empfunden, während auf stärkere, schmerzhafte Reize noch Reactionen erfolgen. Eine Vermischung der motorischen und sensorischen Bahnen, die wiederum jedenfalls vorwiegend die gleichseitigen Fasersysteme ergreift, tritt endlich in den Seitensträngen des Marks ein (*m* Fig. 66, S. 160), da bei Störungen ihres Zusammenhangs beim Menschen wie bei Thieren im allgemeinen gemischte Symptome beobachtet werden[1].

An den Verflechtungen der Fasersysteme, auf die so schon die Erfolge der Continuitätstrennungen einzelner Theile des Markes hinweisen, ist jedenfalls die den Centralcanal umgebende graue Substanz wesentlich mit betheiligt. Dadurch erklärt sich dann auch die bei Reizungsversuchen hervortretende veränderte Reizbarkeit der Fasern der Rückenmarksstränge. Während die peripheren Nerven leicht durch mechanische oder elektrische Reize zur Erregung gebracht werden können, ist dies bei den Rückenmarksfasern nicht mehr der Fall, so dass ihnen von manchen früheren Beobachtern überhaupt die Reizbarkeit abgesprochen wurde[2]. Ist dies auch zu weit gegangen, da sich entweder durch Summation der Reize oder unter Zuhülfenahme von Giften, welche die centrale Reizbarkeit

[1] LUDWIG und WOROSCHILOFF, Berichte der sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Classe 1874, S. 296. MOTT, Philos. Transact. Vol. 183, 1892, p. 1.

[2] VAN DEEN, in MOLESCHOTTS Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. Bd. 6, 1859, S. 279. SCHIFF, Lehrbuch der Physiol. 1858. Bd. 1, S. 238. PFLÜGERS Archiv Bd. 28, 29, S. 537 ff., Bd. 30, S. 199 ff.

erhöhen, wie Strychnin, eine Erregung immer erzielen lässt, so deutet doch dieses veränderte Verhalten auf die eingetretene Einschaltung grauer Substanz hin (vgl. oben S. 80). Die letztere wird wohl besonders dadurch von großem Einfluss auf die Leitungsvorgänge, dass sie eine von der Peripherie her eintretende Bahn nicht bloß mit einer einzigen, sondern mit vielen centralen Leitungswegen in Verbindung bringt, wobei zugleich die Widerstände, die sich auf den einzelnen Wegen der Erregung entgegensetzen, von verschiedener Größe sein können, oder unter Umständen wohl auch hemmende Wirkungen, wie wir solche gleichfalls als Folgen bestimmter Verbindungsweisen der nervösen Elemente kennen lernten (S. 93), ablaufende Erregungen aufheben oder verändern können. Auf diese Weise können neben der bei den Continuitätstrennungen zunächst sich geltend machenden Hauptbahn stets verschiedene Nebenbahnen wirksam werden, die entweder nur bei größerer Intensität der Reize oder bei erhöhter Reizbarkeit oder auch in Folge des Ausfalls der Hauptbahnen in Anspruch genommen werden. Werden an einer Stelle die weißen Markstränge sämmtlich durchschnitten, so dass nur eine schmale Brücke grauer Substanz übrig bleibt, so können immer noch Empfindungseindrücke und Bewegungsimpulse geleitet werden, nur müssen dieselben eine stärkere Intensität als gewöhnlich besitzen. Ebenso findet man, dass die Lähmungserscheinungen, die in Folge der Durchschneidung einer Partie der weißen Stränge eingetreten sind, nach kurzer Zeit wieder gehoben werden, ohne dass doch eine Verheilung der Durchschnittsstelle eingetreten wäre[1]. Auf solche Neben- und Zweigbahnen weisen insbesondere auch noch diejenigen Erscheinungen hin, in denen sich der Uebergang von einer Leitungsbahn auf eine andere, also die Existenz einer Verbindungsbahn zwischen verschiedenen Leitungsbahnen zu erkennen gibt. Dies sind die Erscheinungen der Mitbewegung, der Mitempfindung und der Reflexbewegung. Da dieselben zugleich wesentliche Functionsäußerungen der Centralorgane, namentlich des Rückenmarks sind, werden sie uns erst im nächsten Capitel beschäftigen. Hier ist aber insoweit auf sie einzugehen, als sie auf bestimmte, im Rückenmark präformirte, wenn auch nur unter bestimmten Bedingungen in Wirksamkeit tretende Leitungsbahnen hinweisen. Als Orte aller dieser Uebertragungen von motorischen auf andere motorische, sensorischen auf andere sensorische oder endlich von sensorischen auf motorische Bahnen sind wiederum die Gebilde der grauen Substanz zu betrachten, da die vollständige Trennung derselben bei Erhaltung eines Theils der vordern und hintern Markstränge die Erscheinungen beseitigt. Die Uebertragungen innerhalb der motorischen Bahnen, die sich als

[1] LUDWIG und WOROSCHILOFF a. a. O. S. 297.

Mitbewegungen äußern, finden sichtlich sowohl auf der gleichen Markhälfte wie in gekreuzter Richtung statt: so geht z. B. die Innervation eines Fingergliedes sowohl auf andere Finger der gleichen Hand wie auch unter Umständen auf die Haut der andern Körpertheile über. Besonders bei den Ortsbewegungen und den pantomimischen Bewegungen beobachten wir solche bilaterale Mitbewegungen. Offenbar können aber auch mit der erregenden Innervation innerhalb einer bestimmten Bahn hemmende Miterregungen der Ursprungszellen einer andern motorischen Bahn verbunden sein: auf ein solches Verhältniss weist z. B. die Erscheinung hin, dass mit der Erregung der Flexoren eines Gliedes ein Nachlass des Tonus in den Extensoren einhergeht[1]. Zugleich zeigt dieses Beispiel, ebenso wie das der coordinirten Bewegungen, dass solche Miterregungen innerhalb der motorischen Bahnen sich zu regelmäßigen Functionsverbindungen stabilisiren können. Die Uebertragungen innerhalb der sensorischen Leitung scheinen dagegen fast nur auf der nämlichen Rückenmarkshälfte stattzufinden, da die Mitempfindungen, die bei der Reizung einer Hautstelle beobachtet werden, in der Regel Hautstellen der gleichen Seite angehören. Derartige Mitempfindungen kommen namentlich einerseits bei Schmerzreizen, anderseits bei Kitzelerregungen, im letzteren Fall besonders dann, wenn die Haut durch erhöhte Reizbarkeit empfindlicher ist, zur Beobachtung. Es pflegen dabei bestimmte Hautgebiete zur Auslösung von Empfindungen an anderen Stellen, und wiederum gewisse sensible Theile, wie der äußere Gehörgang, der Kehlkopf, zu Mitempfindungen vorzugsweise disponirt zu sein[2]. Dies kann wohl kaum anders als so gedeutet werden, dass einerseits innerhalb der sensibeln Leitungsbahnen bestimmte bevorzugte Verbindungswege existiren, und dass es anderseits sensible Gebiete gibt, wie der Kehlkopf, der äußere Gehörgang, die den Miterregungen in besonderem Maße zugänglich sind. Hinsichtlich der Leitungsbedingungen setzen sowohl die Mitempfindungen wie die Mitbewegungen offenbar Querleitungen voraus, die in verschiedener Höhe des Markes stattfinden können, und die sich nur dadurch unterscheiden, dass sich die motorischen Querleitungen nach allen Richtungen erstrecken, wogegen die sensorischen fast ausschließlich unilateral und vorwiegend in der Richtung von unten nach oben zu erfolgen scheinen. Uebrigens können diejenigen Mitempfindungen und Mitbewegungen, die in Verbindungen

[1] H. E. Hering und C. S. Sherrington, Pflügers Archiv für Physiologie Bd. 63, 1897, S. 222. Vgl. oben S. 88.

[2] Mitempfindungen bei Schmerzreizen beschreibt Kowalewsky (a. d. Russ. bei Hofmann und Schwalbe, Jahresber. für Physiologie. 1884, S. 26), »conjugirte Empfindungen« bei Kitzelerregungen E. Stransky (Wiener klin. Rundschau, 1901, Nr. 24—26). Bei mir selbst finde ich besonders den Kehlkopf und äußeren Gehörgang zu Mitempfindungen disponirt.

von Leitungsbahnen innerhalb des Rückenmarks ihren Grund haben, niemals sicher von solchen unterschieden werden, die von Uebertragungen innerhalb höher gelegener Centren herrühren.

Dies verhält sich nun wesentlich anders bei der dritten dieser Uebertragungen: bei derjenigen von der sensorischen auf die motorische Bahn oder der Reflexverbindung, weil die Rückenmarksreflexe nach der Abtrennung der höheren Centraltheile für sich allein beobachtet werden können. Die in diesem Fall wahrgenommenen Erscheinungen führen aber zu dem Schlusse, dass die Zweigleitung der Reflexe aus einer großen Zahl von Leitungswegen besteht, die sämmtlich mit einander zusammenhängen. Mäßige Reizung einer beschränkten Hautstelle zieht nämlich bei einem gewissen mittleren Grad der Erregbarkeit eine Reflexzuckung nur in derjenigen Muskelgruppe nach sich, welche von motorischen Wurzeln versorgt wird, die in der gleichen Höhe und auf derselben Seite wie die gereizten sensibeln Fasern entspringen. Steigert sich der Reiz oder die Reizbarkeit, so geht zunächst die Erregung auch auf die in gleicher Höhe abgehenden motorischen Wurzelfasern der andern Körperhälfte über, endlich, bei noch weiterer Steigerung, verbreitet sie sich mit wachsender Intensität zuerst nach oben und dann nach unten, so dass schließlich die Muskulatur aller Körpertheile, die aus dem Rückenmark und verlängerten Mark ihre Nerven beziehen, in Mitleidenschaft gezogen wird. Jede sensible Faser steht demnach durch eine Zweigleitung erster Ordnung mit den gleichseitig und in gleicher Höhe entspringenden motorischen Fasern, durch eine solche zweiter Ordnung mit den auf der entgegengesetzten Seite in gleicher Höhe austretenden, durch Zweigleitungen dritter Ordnung mit den höher oben abgehenden Fasern, und endlich durch solche vierter Ordnung auch mit den weiter unten entspringenden in Verbindung[1]. Dieses Verbreitungsgesetz der Reflexe kann jedoch, wie wir im nächsten Capitel sehen werden, theils durch den Einwirkungsort des Reflexreizes, theils in Folge der gleichzeitigen Einwirkung anderer sensibler Reize Modificationen erleiden. (Vgl. Cap. VI, 2.)

c. Anatomische Ergebnisse.

Mit den auf physiologischem Wege gewonnenen Ergebnissen über den Verlauf der Leitungsbahnen im Rückenmark steht das Structurbild, das sich der mikroskopischen Durchforschung dieses Organs entnehmen lässt, durchaus im Einklang. Namentlich macht die auf Quer- und Längsschnitten zu erkennende Anordnung der Nervenzellen und der aus ihren Ausläufern entspringenden Fasersysteme unmittelbar begreiflich, dass hier

[1] PFLÜGER, Die sensorischen Functionen des Rückenmarks. 1853, S. 67 ff.

neben einer Hauptbahn immer noch zahlreiche Nebenbahnen verlaufen, und dass dabei die mannigfachsten Verbindungen der verschiedenen Leitungswege existiren. Zunächst treten nämlich die Fasern der vordern Wurzeln direct in die großen Nervenzellen der Vorderhörner als deren Achsenfäden ein, während sich die Fasern der hintern Wurzeln, nachdem sie durch die Nervenzellen der Spinalganglien unterbrochen worden sind, nach dem Eintritt in das Rückenmark zunächst in auf- und absteigende Systeme trennen, die überall feine Zweige in die graue Substanz der Hinterhörner abgeben. So bieten sich auch hier, mit den Durchschneidungsversuchen übereinstimmend, die weißen Markstränge (*l*, *m*, *n* Fig. 66) als Hauptbahnen, ihre vordern Theile als motorische, ihre hintern als sensorische, dar. Nebenbahnen aber für die Leitung stärkerer Erregungen sowie für die Uebertragungen bei Mitbewegungen, Mitempfindungen und Reflexen können in der mannigfaltigsten Weise durch das Zellen- und Fibrillensystem der grauen Centralmasse (*d*, *e*) vermittelt werden. Für das Verhältniss dieser verschiedenen Leitungsbahnen, namentlich der beiden functionell am meisten von einander abweichenden, der motorischen und sensorischen, ist dann die Beziehung zu ihren Ursprungszellen und den Ausläufern der letzteren von entscheidender Bedeutung. In den innerhalb des Markes hervortretenden Eigenschaften der Neurone und ihrer Verbreitungsgebiete setzen sich so die Unterschiede fort, die uns in den in den Figuren 20 und 21 (S. 42) dargestellten Ursprungsformen begegnet sind. Die Fig. 67 veranschaulicht diese Verhältnisse im Zusammenhang. Jede der großen multipolaren Zellen *m* des Vorderhorns beherrscht direct durch seinen Nervenfortsatz *n* ein peripheres Gebiet, da sich dieser erst auf der



Fig. 66. Querdurchschnitt durch die untere Hälfte des menschlichen Rückenmarks, nach DEITERS. (Die Ganglienzellen sind der Deutlichkeit wegen in vergrößerterem Maßstabe als die übrigen Theile dargestellt.) *a* Centralcanal. *b* vordere, *c* hintere Längsspalte. *d* Vorderhorn mit den größeren Ganglienzellen. *e* Hinterhorn mit den kleineren Ganglienzellen. *f* vordere Commissur. *h* hintere Commissur. *g* gelatinöse Substanz um den Centralcanal. *i* vordere, *k* hintere Nervenwurzelbündel. *l* Vorderstrang. *m* Seitenstrang. *n* Hinterstrang.

Endplatte des Muskelfadens (Fig. 20) in sein Endfasernetz auflöst. Auf der andern Seite treten die aus der gleichen Zelle entspringenden Dendriten nach sehr kurzem Verlauf unmittelbar in die graue Masse des Vorderhorns ein. In unmittelbarem Contact mit diesem Dendritennetz stehen die Endfibrillen des Neuriten *g* einer im allgemeinen hoch oben im Gehirn gelegenen Nervenzelle, so dass die Neuronen dieser motorischen Leitung sehr große Territorien umfassen; ja wahrscheinlich schließt in den meisten Fällen die ganze motorische Leitung nur zwei Neuronen ein (N_I und N_{II} Fig. 20), deren eines von der Vorderhornzelle *m* bis zur Peripherie des Körpers reicht, während das andere mit einer der im Vorder- oder Seitenstrang (*l*, *m* Fig. 66) verlaufenden Fasern beginnt und in einer Zelle der Hirnrinde endet. Daneben stehen dann noch andere der zu den Vorderhornzellen gehörenden Dendriten mit den Fortsätzen der kleinen Zellen *s* der Hinterhörner und den zwischen Vorder- und Hinterhörnern zerstreut liegenden kleinen Schalt- oder Commissurenzellen *c* in Contact, Verbindungen, in denen wir wohl die Substrate der Reflexleitungen erblicken dürfen. Wesentlich anders verhält sich der Verlauf der sensorischen Nervenbahnen. Hier bildet die Spinalganglienzelle *sp* den Mittelpunkt eines Neuronengebiets, dessen eine Hälfte sich durch die peripher gerichteten Fortsätze *h* bis in die sensibeln Enden des Tastorgans erstreckt (Fig. 21, S. 42), während die andere in dem centralen Fortsatz *f* dem Centrum zugekehrt ist und dann in der hinteren Markhälfte in einen auf- und absteigenden Zweig (*a* und *d*) zerfällt. Aus jedem

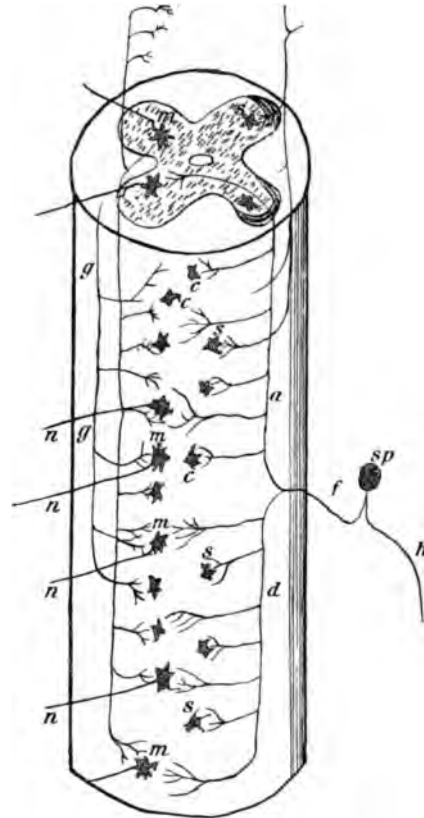


Fig. 67. Schema der Zellen- und Faserverbindungen im Rückenmark, nach verschiedenen Darstellungen RAMON Y CAJALS combinirt. *m* Zellen der Vorderhörner, *s* der Hinterhörner. *c* Commissurenzellen. *sp* Spinalganglienzelle. *h* ihr peripherer, *f* ihr centraler Fortsatz. *a* dessen aufsteigender, *d* dessen absteigender Zweig. *n* Neuriten der motorischen Zellen *m*. *g* centrale Fortsetzung der motorischen Bahn.

dieser Zweige kommen zahlreiche Collateralen hervor, deren Endverzweigungen mit den kleinen Hinterhorn- und Commissurenzellen in Contact stehen; die beiden Hauptzweige selbst lösen sich aber schließlich in Endfasernetze auf, die sich mit den Dendriten höher und tiefer gelegener Zellen berühren. Aus diesen Verhältnissen ergibt sich mit Wahrscheinlichkeit, dass die Collateralen den verschiedenen Nebenbahnen entsprechen, auf denen Uebertragungen, namentlich Reflexübertragungen, stattfinden, während die auf- und absteigenden Fasern die Hauptbahn bilden. Dabei unterscheidet sich jedoch diese sensorische von der motorischen Hauptbahn wesentlich dadurch, dass sie im allgemeinen eine größere Zahl von Zwischengliedern durchläuft, so dass sie aus einer Menge über einander geordneter Neuronenketten zusammengesetzt ist. Darum scheint sich hier zugleich die Hauptbahn weniger scharf in ihren Leitungsbedingungen von den in den Collateralen beginnenden Nebenbahnen zu sondern, so dass der ganze Aufbau des sensorischen Leitungssystems auf eine im ganzen losere und zugleich mannigfaltigere Gliederung hinweist.

Zu diesen allgemeinen, durch die gleichförmigen Ursprungs- und Verbindungsverhältnisse der Nervenfasern gegebenen Eigenschaften kommen im oberen Theil des Rückenmarks weitere Bedingungen, in denen sich die in den höheren Centralgebieten eintretenden Sonderungen der Leitungsbahnen bereits vorbereiten. Aus den vorhin genannten drei Hauptsträngen des Marks (l, m, n Fig. 66), dem Vorder-, Seiten- und Hinterstrang, scheiden sich nämlich zum Theil schon im Brusttheil des Rückenmarks einzelne Bündel aus, in denen die in der Längsrichtung verlaufenden motorischen und sensorischen Hauptbahnen in mehrere Abtheilungen zerfallen. Die Bedeutung der so auftretenden Markbündel lässt sich namentlich aus den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhängen und aus der Verfolgung der in pathologischen Fällen eintretenden Degenerationen (S. 149 f.) erschließen. Beide Beobachtungen zeigen, dass jener Antheil der Seitenstränge, dem eine motorische Function zukommt, ungekreuzt in der hinteren Hälfte derselben in einem Bündel verläuft, welches auf dem Querschnitt gesehen von außen her in die graue Substanz des Hinterhornes vorspringt. Es geht weiter oben in die Pyramiden

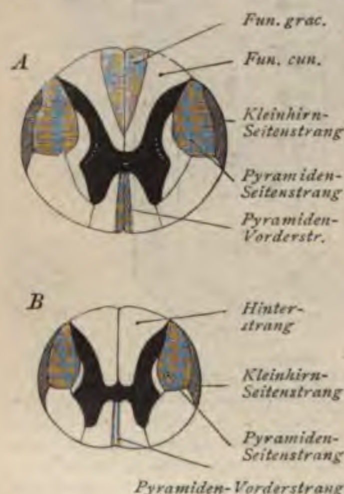


Fig. 68. Zwei Querschnitte des Rückenmarks. *A* aus der Halsanschwellung. *B* aus dem Brusttheil. Nach FLECHSIG.

des verlängerten Marks über und heißt daher die Pyramiden-Seitenstrangbahn (Fig. 68). Ebenso verläuft der innerste Theil der motorischen Vorderstränge, der unmittelbar die vordere Längsspalte begrenzt, ungekreuzt bis zum verlängerten Mark, wo er ebenfalls in die Pyramiden übergeht: die Pyramiden-Vorderstrangbahn. Sie bildet den auch in der Medulla oblongata ungekreuzt bleibenden Theil der Pyramiden. Die nach außen von diesem gelegenen Vorderstrangbündel bleiben zum Theil wieder ungekreuzt, zum Theil aber treten sie in der vorderen Commissur auf die entgegengesetzte Seite. Derjenige Antheil des Seitenstrangs ferner, der den Pyramiden-Seitenstrang an der Oberfläche des Marks bedeckt, stellt eine ungekreuzt verlaufende, nach ihren Ursprungsverhältnissen sensorische Bahn dar, die durch die unteren Kleinhirnstiele nach dem kleinen Gehirn sich abzweigt: die Kleinhirn-Seitenstrangbahn. Die Hinterstränge, die ausschließlich sensorische Bahnen führen und daher von unten her den Hauptantheil der in den hinteren Wurzeln eintretenden Fasern in sich aufnehmen, sondern sich im Halsmark in zwei Strangmassen, in die dicht der Medianspalte anliegenden zarten oder GOLL'schen Stränge (*Fun. graciles*), und die nach außen von ihnen gelegenen keilförmigen Stränge (*Fun. cuneati*, Fig. 68)[1].

3. Leitungsbahnen im verlängerten Mark und Kleinhirn.

a. Allgemeine Verhältnisse dieser Bahnen.

Verlängertes Mark und Kleinhirn, diese entwicklungsgeschichtlich dem Nach- und Hinterhirn (S. 102) entsprechenden Theile des Hirnstamms, bilden samt der sie vereinigenden Hirnbrücke in dem Gehirn der höheren Säugethiere und des Menschen ein zusammengehöriges System von Leitungsbahnen, das, wie schon der gröbere Verlauf der diese Theile durchsetzenden und sich in ihnen durchkreuzenden Faserzüge vermuthen lässt, im wesentlichen eine dreifache Bedeutung hat. Erstens bildet dieses Gebiet den Durchgangspunkt für die Fortsetzung der aus dem Rückenmark kommenden, nach oben aufsteigenden motorischen und sensorischen Leitungsbahnen. Zweitens wiederholt sich in ihm in wesentlich complicirterer Weise das im Rückenmark verhältnissmäßig einfach angelegte Ursprungsschema neu entspringender Nerven, da der größte Theil der Hirnnerven aus besonderen grauen Kernen der medulla oblongata hervorkommt. Drittens finden sich hier nicht nur mannigfache, meist selbst wieder durch Nervenzellenlager unterbrochene Verbindungsleitungen zwischen diesen

[1] FLECHSIG, Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark, S. 30 ff. BECHTEREW, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. 1899, S. 17 ff.

verschiedenen durchlaufenden und neu entspringenden Bahnen, sondern es tritt auch noch in den Fasermassen, die dem Kleinhirn von der Stammleitung aus zugeführt werden und von jenem aus wieder zu dieser zurücklaufen, eine in die Hauptleitung eingeschaltete Nebenleitung von mächtigem Umfang hinzu. In Folge dieser Verhältnisse werden begreiflicher Weise die Verlaufsformen in diesen sowie in den sich anschließenden Gebieten des Mittel- und Zwischenhirns so überaus verwickelte, dass an eine völlige Aufhellung derselben noch nicht zu denken, eine physiologische und psychologische Verwerthung der bis dahin ermittelten Structurzusammenhänge aber vorläufig um so unmöglicher ist, je mehr die Bedeutung gewisser, hier besonders hervortretender Leitungsbahnen, wie z. B. der ganzen nach dem Kleinhirn gerichteten Schaltleitung, noch im Dunkeln liegt. Bei dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse ist daher die nähere Verfolgung der meisten dieser Fasersysteme von ausschließlich anatomischem Interesse. In physiologischer Beziehung kann sie höchstens insofern einen gewissen Nutzen haben, als sie eben die ungeheure Verwicklung der hier obwaltenden Verhältnisse der Leitung veranschaulicht. Wir werden uns darum hier auf die Hervorhebung derjenigen Zusammenhänge beschränken, die geeignet sind, ein allgemeines Bild von dem Verlauf der Leitungsbahnen im großen zu geben, und nur auf solche etwas näher eingehen, die für die physiologischen und psychophysischen Beziehungen der centralen Processe von Bedeutung zu sein scheinen. Für das Studium speciell der im Hinter- und Mittelhirngebiet in Betracht kommenden Leitungsverhältnisse kann nun aber zugleich die für die allgemeine Orientirung der Leitungsbahnen im Rückenmark werthvolle physiologische Methode der Sonderung der Bahnen mittelst der Trennung einzelner Faserzüge kaum mehr in Betracht kommen, da die in dieser Richtung namentlich in der älteren Physiologie ausgeführten Versuche wegen des verwickelten Verlaufs und des unsichern Ursprungs der Bahnen ein unzweideutiges Ergebniss unmöglich liefern können. Vielmehr lassen sich auf solchem Wege höchstens einige Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Gesammtfunction der Organe oder einzelner Theile derselben gewinnen. Mit Rücksicht hierauf werden uns die hier gemachten Beobachtungen erst im nächsten Capitel beschäftigen. Für das Problem der Leitungsrichtungen dagegen hat sich schließlich als die fruchtbarste Methode, neben der unmittelbaren morphologischen Analyse des Zusammenhangs der einzelnen Faserzüge, namentlich die Verfolgung des Verlaufs der Degenerationen in den von ihren Ursprungscentren getrennten Fasern erwiesen.

b. Fortsetzungen der motorischen und sensorischen Bahnen.

Auf den angegebenen Wegen lässt sich nun vor allem die einfachste Aufgabe, die sich in diesem Gebiet darbietet, die weitere Verfolgung der aus dem Rückenmark aufsteigenden motorischen und sensorischen Leitungsbahnen, wenigstens für die motorischen Theile derselben verhältnissmäßig befriedigend beantworten. Als die mächtigste Fortsetzung der in den Seiten- und Vordersträngen des Rückenmarks verlaufenden motorischen Hauptleitung lernten wir bereits die Pyramidenbahn (Fig. 68, S. 162, vgl. Fig. 46, S. 113) kennen. Der nähere Verlauf dieser Bahn ist durch die bei Zerstörungen seiner Gehirnendigungen in ihr eintretende absteigende Degeneration ziemlich vollständig ermittelt: sie ist die Fortsetzung jener Abzweigung der motorischen Hauptbahn, die im hintern Theil der Seitenstränge und an der innern Grenze der Vorderstränge im Rückenmark verläuft (Fig. 68 *B*). Nachdem der Vorderstrangantheil dieser Bahn schon im Halstheil des Rückenmarks auf die andere Seite getreten ist, erfährt an dieser Stelle auch das stärkere Seitenstrangbündel eine vollständige, deutlich schon von außen sichtbare Kreuzung (Fig. 47 *p*, S. 114). Die centrale Fortsetzung erfolgt dann bis zur Großhirnrinde ohne jede Unterbrechung durch graue Substanz. Die Fig. 69 veranschaulicht schematisch diesen Verlauf der längsten und bis jetzt am besten gekannten aller centralen Leitungsbahnen. Nachdem sie die Brücke durchsetzt haben, treten die Fasern der Pyramidenbahn in dem Fuß des Hirnschenkels (*f* Fig. 56, S. 125) zwischen Linsenkern und Sehhügel, dann in dem Raum zwischen Linsenkern und Schweif des Streifenhügels nach oben, um hier den Stabkranz überzugehen, in welchem sie vornehmlich diejenigen

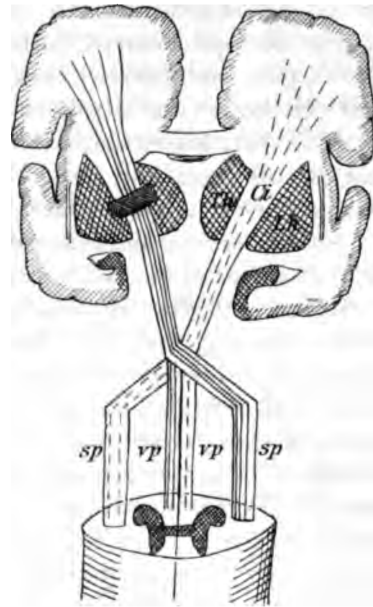


Fig. 69. Verlauf der Pyramidenbahnen beim Menschen, nach EDINGER. Die Fasern zur linken Hirnhälfte sind durch ausgezogene, die zur rechten durch unterbrochene Linien angedeutet. Das Schema veranschaulicht zugleich den Verlauf der secundären Degeneration bei einem in der Capsula interna links bestehenden Erkrankungsheerd. *sp* Seitenstrangantheil, *vp* Vorderstrangantheil der Pyramidenbahn. *Th* Thalamus. *Lk* Linsenkern. *Ci* Verlauf der Pyramidenfasern durch die innere Kapsel des Linsenkerns. (Vgl. hierzu den Hirndurchschnitt Fig. 56, S. 125.)

Fasermassen bilden, die in der Region der Centralwindungen und ihrer Umgebung endigen[1] (*VC*, *HC* Fig. 65, S, 141). Ein Theil der auf diese Weise verhältnissmäßig wohl umschriebenen Bahn dient, wie die nach Läsionen der Pyramiden und ihrer Fortsetzung im Hirnschenkel eintretenden Lähmungen beweisen, jedenfalls der Leitung der Willensimpulse. In der Thierreihe bildet die Pyramidenbahn unter allen im Hirnstamm zusammengefassten Fasersystemen dasjenige, das am meisten für die Gesammtentwicklung der höheren Centralorgane einen Maßstab abgibt. Bei den niederen Wirbelthieren fehlen die Pyramiden ganz. Bei den Vögeln erst schwach entwickelt, nehmen sie dann in der Säugethierreihe bis herauf zum Menschen an Mächtigkeit zu, während zugleich das in der Pyramidenkreuzung zur entgegengesetzten Seite übertretende Seitenstrangbündel gegenüber den schon im Rückenmark sich kreuzenden Vorderstrangantheilen immer stärker wird. Ein nach der Ausscheidung der Pyramidenfasern zurückbleibender Theil der motorischen Bahn, der durch die Pyramiden in die Tiefe gedrängt wird, lässt sich zum Theil bis in das Mittelhirn verfolgen. Er besteht hauptsächlich aus Theilen des Vorderstrangs (*mf* Fig. 70). Ein Theil dieser Vorderstrangreste sammelt sich schließlich im Innern der runden Erhabenheiten zum »dorsalen Längsbündel« (*hl* Fig. 72), das im weiteren Verlauf durch die Brücke mit den grauen Kernen derselben und namentlich, wie es scheint, mit Ursprungscentren der Augenmuskelnerven sowie mit dem Kleinhirn Verbindungen eingeht[2]. Demnach darf man vermuthen, dass diese dem Mittelhirngebiet zugeführten Theile der motorischen Leitung hier Miterregungen vermitteln; speciell die Verbindungen des dorsalen Längsbündels mögen wohl auf Verbindungen der motorischen Innervation des Auges und der Skeletmuskeln hinweisen, wie sie bei den Ortsbewegungen und den räumlichen Orientirungen des Körpers eine Rolle spielen.

Unvollkommener als die motorische ist die sensorische Bahn in ihrem Verlauf durch das verlängerte Mark verfolgt. Der Grund hierfür liegt wesentlich darin, dass die schon im Rückenmark hervortretende Eigenschaft der sensorischen Leitungen, nicht in ununterbrochener Continuität, sondern durch eine Kette von Neuronen zu verlaufen, hier in gesteigertem Maße wiederkehrt, indem nun größere Zellenansammlungen besondere Kerne bilden, die in die Leitung eingeschaltet sind. Solche Kerne haben dann wohl meist zugleich die Bedeutung von Durchgangsstationen, in denen sich eine bisher einheitliche Bahn in mehrere, nach

[1] CHARCOT, Leçons sur les localisations etc. p. 145 ff. FLECHSIG, Ueber Systemerkrankungen S. 42 ff. EDINGER, Vorlesungen[6], S. 86, 358.
[2] EDINGER, a. a. O. S. 317. RAMON Y CAJAL, Beitrag zum Studium der Medulla oblongata. 1896, S. 52 ff.

verschiedenen Richtungen auseinandergehende Zweige sondert. Die Hauptantheile der sensorischen Bahn treten so zunächst innerhalb des verlängerten Marks in die den zarten und keilförmigen Strängen eingelagerten grauen Massen (Fig. 68 *A* und Fig. 46, S. 113). Weiterhin setzt sich dann die sensorische Bahn in ein dicht hinter den Pyramiden gelegenes Bündel fort (Fig. 70 *l*), das unmittelbar über der Pyramidenkreuzung (Fig. 47 *p*) an die Vorderfläche des Marks tritt, um hier ebenfalls eine Kreuzung zu erfahren und in die im äußeren und oberen Theil der Hirnschenkelhaube verlaufende Schleife des Hirnschenkels sich fortzusetzen. Auf diese Weise bildet die Schleifenkreuzung (früher auch »obere Pyramidalkreuzung« genannt) ebenfalls eine Fortsetzung der bereits im Rückenmark erfolgten Kreuzungen von Rückenmarksfasern. Andere den Hintersträngen entstammende sensorische Fasern (*ci* Fig. 70) gehen in die eigentliche Haube über, die demnach Theile der motorischen (*mf*) und der sensorischen Bahn in sich vereinigt. Alle diese sensorischen Fasern enden in den grauen Massen der Vier- und Sehhügelregion, aus der schließlich die weiteren Fortsetzungen der sensorischen Bahn zur Hirnrinde hervorgehen.

c. Ursprungsgebiete der Hirnnerven und graue Kerne der Medulla oblongata.

Die hier im allgemeinen geschilderten Verlaufsverhältnisse der motorischen und sensorischen Bahnen erfahren nun eine wesentliche Complication durch zwei weitere Thatsachen. Die erste besteht in dem Ursprung zahlreicher neuer sensorischer und motorischer Bahnen, die von den Hirnnerven herstammen und sich dann theils den Bahnen der Rückenmarksnerven anschließen, theils besondere Wege einschlagen; die zweite in dem Auftreten größerer Anhäufungen centraler Nervenzellen, welche theils Durchgangsgebiete für die von unten nach dem Großhirn aufsteigenden Leitungen, theils aber auch Abzweigungsstationen für die hier eingreifende mächtige Zweigleitung nach dem Kleinhirn darstellen. Die schwierigen und noch nicht überall sicher beantworteten Fragen nach den Ursprüngen der Hirnnerven berühren die Psychologie nur insoweit, als sie mit den Bahnen der Sinnesnerven in Beziehung stehen. Da diese zu einem großen Theil bereits dem Mittelhirngebiet angehören, so werden wir unten auf sie zurückkommen. Hier mag es genügen, zur Veranschaulichung dieser Ursprungsverhältnisse im allgemeinen auf die Fig. 72 (S. 173) hinzuweisen. Sie zeigt, wie die aus besonderen grauen Ansammlungen, den Nervenkernen, hervorkommenden Ursprungsbündel der Hirnnerven vielfach die longitudinalen Fasermassen durchkreuzen, um sich dann selbst dem allgemeinen Zug der aufsteigenden Bahnen anzuschließen. Außerdem

gehen aber die meisten Ursprungsfasern, namentlich die motorischen des Augenmuskelsystems, auf die wir unten bei den Leitungsbahnen des Gesichtssinns zurückkommen werden, sowie die gemischten, unter denen besonders der Vagus, Trigeminus und Facialis wegen ihrer vielseitigen Functionsbeziehungen wichtig sind, noch Verbindungen mit weiteren im verlängerten Mark zerstreuten Kerngebilden ein, in denen man muthmaßlich Erregungs- und Uebertragungscentren für die bedeutsamen von der Medulla oblongata aus regulirten Functionen der Herz-, Athem-, Articulations- und mimischen Bewegungen erblicken darf, Functionen, in deren

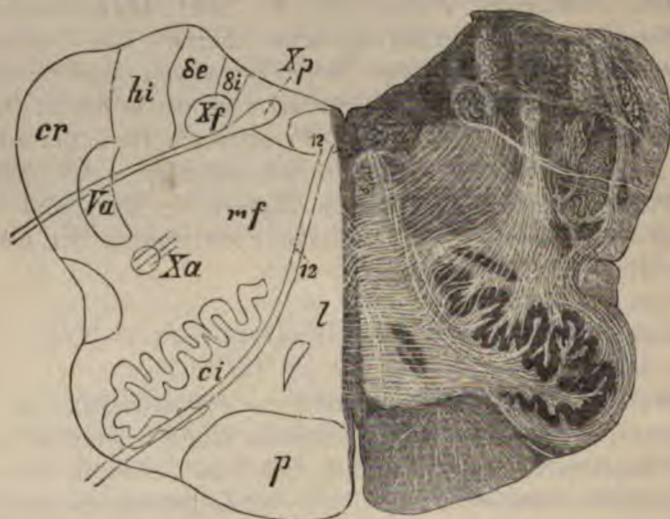


Fig. 70. Querschnitt durch das verl. Mark, 4mal vergr. Nach WERNICKE. *p* Pyramide. *ci* Olive. *l* Schleifenschicht mit Fasern aus den Oliven und Vorderstrangbündeln. *mf* motorisches Feld (Vorderstrangbündel, später der Haube sich anschließend). *hi* Hinterstrangreste (ebenfalls in die Haube übergehend). *cr* Strickkörper und Kleinhirnstiel. *12* Kern und Wurzel des Hypoglossus. *Va* aufsteigende Quintuswurzel. *8e* äußerer, *8i* innerer Acusticuskern. *Xf* gemischte Glossopharyngeuswurzel. *Xp* hinterer, *Xa* vorderer Vaguskern.

Innervationsmechanik wir aber bis jetzt noch keinen zureichenden Einblick besitzen[1].

Unter den grauen Kerngebilden dieses Hirngebiets wurde der direct in die sensorische Bahn eingeschalteten Kerne der Hinterstränge bereits gedacht. Ihnen gegenüber scheinen eine wesentlich vielseitigere, namentlich der Abgabe von Zweigleitungen bestimmte Function die ansehnlichsten Kerne des verlängerten Marks, die Oliven (Fig. 46 *B*, Fig. 47, S. 113 f.), zu besitzen. Sie lassen einerseits in den Neuriten ihrer Zellen

[1] Vgl. RAMON Y CAJAL, Medulla oblongata, S. 43, 122 ff. EDINGER, S. 86 ff.

Fasern entspringen, derer weiterer Verlauf ungewiss ist. Man vermuthet theils Verbindungen mit dem Kleinhirn, theils solche mit den Seitensträngen des Rückenmarks. Anderseits gehen aus ihren gefalteten grauen Kernen zwei Fasersysteme hervor, von denen das eine in Gestalt der zonalen Fasern (*g* Fig. 48) den Olivenkern außen bedeckt und dann in die strickförmigen Körper und deren Fortsetzungen, die Kleinhirnstiele, umbiegt (*cr* Fig. 70), während das zweite, aus dem Innern des Olivenkerns hervortretend, die Mittellinie überschreitet, um sich mit den entsprechenden Fasermassen der anderen Seite zu kreuzen. Weitere Fasern aus den Oliven treten in die zwischen ihnen gelegene Längsfaserschichte und dann innerhalb des Pons in die Schleife des Hirnschenkels (*l* Fig. 70), scheinen sich also der sensorischen Hauptbahn nach dem Großhirn anzuschließen. Nach allem dem sind die Oliven Gebilde, die mit der Abzweigung der nach dem Kleinhirn gerichteten Leitungsbahnen in enger Beziehung stehen. Ein weiter nach oben gelegener, beim Menschen schon von der Brücke bedeckter, bei den Säugethieren am hintern Rande derselben hervorragender Ganglienkern, die obere Olive (bei den Säugethieren auch corpus trapezoides genannt), bildet, wie wir unten sehen werden, einen wichtigen Knotenpunkt in der Hörnervenleitung.

d. Leitungsbahnen der Brücke und des Kleinhirns.

Die Leitungsbahnen, die von der Medulla oblongata nach dem Kleinhirn abzweigen und von diesem aus wieder zu dem in der Hirnbrücke verlaufenden Hirnstamm zurückkehren, gleichen äußerlich einer Nebenschließung, die in den Hauptstrom einer Leitung eingeschaltet ist. Diesem unmittelbar sich aufdrängenden Bilde scheinen in der That auch die wirklichen Verhältnisse der Nervenbahnen, wie sie die Fig. 71 schematisch darstellt, zu entsprechen. Dieses Schema umfasst zugleich die eben geschilderten motorischen und sensorischen Hauptbahnen, um deren Verhältniss zu jener nach dem Kleinhirn gerichteten Zweigbahn einigermaßen zu veranschaulichen. Das Kleinhirn der Säugethiere enthält, wie früher bemerkt, graue Substanz in der Form von Ganglienkernen und als Rindenbeleg der ganzen Oberfläche (S. 116 f.). Ueber die Beziehung der in das Kleinhirn ein- und aus ihm austretenden Fasern zu diesen grauen Massen ist nun im wesentlichen folgendes ermittelt. (Vgl. Fig. 48 S. 115.) Die Fasern der strickförmigen Körper verlieren sich, indem sie um den gezahnten Kern, namentlich an seinem vorderen Rand, umbiegen und, ohne, wie es scheint, mit der grauen Substanz desselben in Verbindung zu treten, von seiner oberen Fläche gegen die Rinde ausstrahlen, um in derselben zu endigen. Aus der Rinde gehen sodann transversale Fasern hervor, welche die mehr longitudinalen Ausstrahlungen des Strickkörpers kreuzen,

um sich zu den mächtigen Brückenarmen zu sammeln. Aus dem Innern der gezahnten Kerne kommen ferner diejenigen Bündel, die in die Fortsätze des Kleinhirns zum großen übergehen; und endlich besteht noch eine Verbindung zwischen dem gezahnten Kern und der Kleinhirnrinde, die mit den Ausstrahlungen der Strickkörper und der Brückenarme die äußeren Theile des Marks einnimmt, während die innersten von den Fortsätzen zum großen Gehirn gebildet werden. Demnach endigen die durch die unteren Kleinhirnstiele aus dem verlängerten Mark zugeleiteten Fasern wahrscheinlich sämmtlich in der Rinde; von der letzteren gehen aber zwei Systeme von Fasern aus: das erste geht direct in die Brückenarme über, das zweite scheint die Rinde mit dem gezahnten Kern zu verbinden, worauf dann aus dem letzteren die vertical aufsteigenden Fasern der oberen Kleinhirnstiele oder Bindearme entstehen. Diese treten mit den Fortsetzungen der Rückenmarksstränge nach oben, wobei sie convergiren, so dass sie nach vorn vom oberen Ende der Brücke die Mittellinie erreichen und eine Kreuzung eingehen. Neben dem dergestalt in zwei Abtheilungen zerfallenden System der aufsteigenden Fasern finden sich schließlich noch Faserstrahlungen, welche theils entferntere, theils nähere Rindengebiete mit einander verbinden: die ersteren treten zum Theil in dem Wurm von der einen auf die andere Seite.

Der weitere Verlauf der aus dem kleinen in das große Gehirn überführenden Bahnen gestaltet sich nun folgendermaßen. Die in den Brückenarmen weitergeführte Bahn scheint zunächst im vorderen Theil der Brücke in grauen Massen zu endigen, aus denen neue vertical aufsteigende Fasern hervorkommen, die theils in die vorderen Hirnganglien, die Linsenkerne und Streifenhügel, theils direct zu den vorderen Theilen der Großhirnrinde verfolgt werden können. Die in den oberen Kleinhirnstielen oder Bindearmen gesammelten Fasern finden in dem rothen Kern der Haube (*hb* Fig. 56, S. 125) ihr nächstes Ende. Von hier aus tritt wahrscheinlich ein kleiner Theil der Fasern in den Sehhügel ein, während der größere in die innere Kapsel des Linsenkerns übergeht und von da im Stabkranz zur Großhirnrinde gelangt, um in den hinter der Centralwindung gelegenen Theilen derselben, namentlich im sogenannten Vorzwickel, zu enden. Das den Bindearmen im Anfang ihres Verlaufs sich anschließende obere Marksegel (*vm* Fig. 48, S. 115) ergänzt wahrscheinlich die Verbindungen des Kleinhirns mit den Hirnganglien, indem es eine Leitung zu den Vierhügeln herstellt.

Nach diesen Resultaten der anatomischen Untersuchung findet sich in dem Kleinhirn ein sehr verwickelter Zusammenfluss von Leitungsbahnen. Fassen wir die letzteren als eine Zweigleitung auf, die in die directe, unmittelbar durch Medulla oblongata und Pons vermittelte Leitung zwischen

Rückenmark und Gehirn eingeschaltet ist, so führt der untere Zweig dieser Seitenbahn theils sensorische Fasern aus dem Hinter- und Seitenstrang (Oliven-Hinterstrangbahn und Kleinhirn-Seitenstrangbahn), die das Rückenmark mit dem Cerebellum verbinden, theils motorische Bündel, die innerhalb der Brücke in die strickförmigen Körper sich abzweigen. Der obere Zweig steht durch die Brückenarme hauptsächlich theils direct mit der Großhirnrinde, theils mit den vorderen Hirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) in Verbindung. Daneben besteht aber durch die Bindearme und das obere Marksegel eine Verbindung mit den hinteren Hirnganglien (Thalamus und Vierhügel). Die durch die Brückenarme vermittelte umfangreichste dieser Leitungen, die zur Großhirnrinde, strahlt nach allen Theilen derselben aus, ist aber doch vorzugsweise nach dem Frontalhirn und den an dieses angrenzenden Regionen gerichtet.

Das in Fig. 71 gegebene Schema versinnlicht die hauptsächlichsten dieser Verhältnisse. Man erkennt zunächst die zwischen Rückenmark und Großhirnrinde direct verlaufende Pyramidenbahn mit ihrem gekreuzten Seiten- und ungekreuzten Vorderstranganteil (p_1, p_2, p), sowie die übrigen motorischen Bahnen, die aus den Vordersträngen stammen und im Mittelhirngebiet durch graue Massen unterbrochen werden, von denen aus sich zum Theil in einer neuen Neuronenkette Fortsetzungen zur Großhirnrinde erstrecken, während andere Fasern des gleichen Systems wahrscheinlich im Mittelhirngebiet selbst endigen ($v v'$). Von der sensorischen Bahn tritt ein ansehnlicher, aus den Hintersträngen

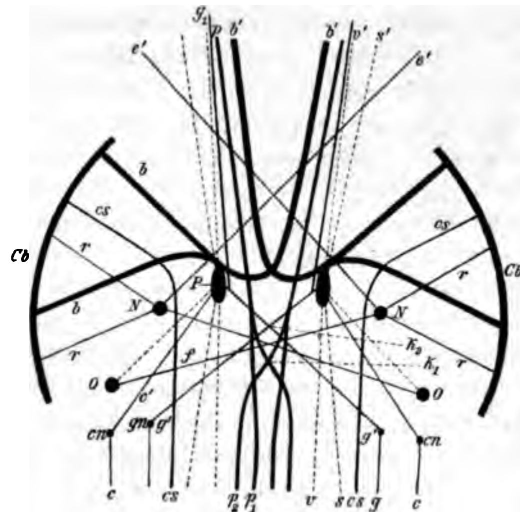


Fig. 71. Schema der Leitungsbahnen durch Brücke und Kleinhirn. *Cb* Rinde des Kleinhirns. *N* gezahnter Kern desselben. *P* graue Massen des Pons. *O* Olive. *gn* Kerne der zarten Stränge. *cn* Kerne der keilförmigen Stränge. p_1 Pyramidenvorderstrang (ungekreuzt). p_2 Pyramidenseitenstrang (gekreuzt). v v' Vorderstrangreste. s s' Seitenstrangreste. g GOLL'sche Stränge. c keilförmige Stränge. g', c' centrale Fortsetzungen derselben. g_1 Bahn der Schleife. f Leitung von den Oliven zum Kleinhirnkern. *cs* directe Kleinhirn-Seitenstrangbahn. r Leitung vom Kleinhirnkern zur Kleinhirnrinde. b b' Bahn der Brückenarme. e' Bahn der Bindearme. k_1 Pyramidenkreuzung. k_2 Schleifenkreuzung.

stammender Antheil ($g g'$) in der Schleifenkreuzung (k_2) auf die gegenüberliegende Seite, um sich theils in den grauen Massen der Brücke zu verlieren, theils Faserzüge zu entsenden, die, durch graue Kerne unterbrochen, in die vorderen Gehirnregionen und schließlich zur Hirnrinde verlaufen. Dazu kommt sodann eine ungekreuzte, aus Hinter- und Seitensträngen stammende sensorische Bahn ($c c'$), die in die Haube des Hirnschenkels übergeht und in den grauen Kernen derselben ihr nächstes Ende findet. Hier schließt sich nun als eine in ihrem Ursprung ebenfalls sensorische Bahn die in den unteren Kleinhirnstielen aus den strickförmigen Körpern dem Cerebellum zugeführte ungekreuzte Zweigleitung an (cs), die in der Rinde des Kleinhirns, namentlich des Wurmes endet. Zu ihr kommt schließlich noch die gekreuzte, aus den grauen Kernen der Oliven hervorkommende Leitung (f), die dagegen in die Kerngebilde (N) des Kleinhirns eintritt. Diesen eintretenden stehen dann die austretenden, nach dem Großhirn gerichteten Bahnen gegenüber: erstens die aus dem Kleinhirnkern hervorgehenden Bindearme, die theils in die vorderen Hirnganglien, theils zur Großhirnrinde zu verfolgen sind (e'); und zweitens die direct aus der Kleinhirnrinde zum Großhirn übertretenden Fasern der Brückenarme (bb'). Die letzteren treten zunächst in die grauen Kerne der Brücke und stehen durch diese mit den Hirnganglien, in größtem Umfange aber mit der Großhirnrinde, besonders dem Stirntheil derselben, im Zusammenhang. Vervollständigt wird endlich dieses System durch die dem Kleinhirn für sich angehörenden Verbindungsbahnen zwischen Kerngebilden und Rinde ($r r$).

Kann nach den Verhältnissen der zu- und abführenden Bahnen im allgemeinen angenommen werden, dass im Kleinhirn Leitungen von verschiedener functioneller Bedeutung mit einander in Verbindung stehen, so findet dieser Schluss auch in der eigenthümlichen Structur der Kleinhirnrinde eine Stütze. Als die charakteristischen Bestandtheile der Kleinhirnrinde haben wir schon früher (Fig. 15, S. 36) jene gewaltigen Zellen, die PURKINJE'schen Zellen, kennen gelernt, die sich durch ihre vielfach sich verzweigenden und verflechtenden Protoplasmafortsätze auszeichnen. Sollte die Kleinhirnrinde der Verbindung von Fasern verschiedener Function, sensorischer und motorischer, dienen, wie das Verhältniss der zu- und abführenden Bahnen dies annehmen lässt, so liegt es daher nahe, in den PURKINJE'schen Zellen elementare Verbindungscentren zwischen functionell verschiedenen Faserelementen zu vermuthen. Es würde dann nach Analogie mit den großen Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks anzunehmen sein, dass die Dendriten centripetale, die Achsenfortsätze centrifugale Leitungen vermitteln, dass also jene vorzugsweise die in den Kleinhirnstielen zugeführten Erregungen aufnehmen,

während sich in den Achsenfortsätzen die Leitungsbahnen sammeln, die in den Brückenarmen zum Großhirn weiterführen, und die dort hauptsächlich mit den Innervationscentren des Vorderhirns in Verbindung zu stehen scheinen.

Darin, dass sie die aus dem kleinen dem großen Gehirn zuzuleitenden Bahnen aufnimmt und sie den vertical aufsteigenden des Hirnschenkels beigesellt, besteht nun zugleich die wesentliche Bedeutung der Hirnbrücke, deren Entwicklung in der Thierreihe daher mit der Mächtigkeit aller dieser Leitungsbahnen, namentlich der Pyramiden und der Brückenarme, gleichen Schritt hält. Die in der Mittellinie der Brücke (bei *R* Fig. 72) von der einen zur andern Seite herübertretenden Fasern sind Kreuzungsfasern, die theils den directen Fortsetzungen der Rückenmarksstränge durch die Brücke, theils den Brückenarmen des Kleinhirns angehören; die Kreuzung der letzteren ergibt sich namentlich aus pathologischen Beobachtungen: Atrophie eines Großhirnlappens pflegt nämlich von einem Schwund der ungleichseitigen Kleinhirnhälfte begleitet oder gefolgt zu sein. Wie die Fasern der Brückenarme wahrscheinlich alle in Internodien grauer Substanz eintreten, bevor sie in die verticale Bahn umbiegen, so sind auch in die unmittelbar aufsteigenden oberen Kleinhirnstiele (*b a* Fig. 72) kleinere graue Kerne eingestreut, bis jene endlich nach eingetretener Kreuzung in den rothen Kernen der Haube ihr Ende finden. Auf diese Weise, durch Sammlung der von unten aufsteigenden Rücken-



Fig. 72. Querschnitt durch die menschliche Brücke in der Höhe der Trochleariswurzel, nach STILLING. *M* oberes Marksegel. *T* Trochleariswurzel. *S* Sylvische Wasserleitung. *5* Ursprungszellen des fünften Hirnnerven in dem grauen Boden der Wasserleitung. *hl*, *v*, *v'*, *sl* Fortsetzungen der Vorderstränge. *hl* hinteres Längsbündel. *v* mittlere Vorderstrangreste zu beiden Seiten der Raphe. *v'* vordere an die Schleife grenzende Vorderstrangreste. *sl* Schleife, Fortsetzung der die Oliven umgebenden Vorderstrangabtheilungen (Hülsenstränge). *sl'* Uebergang der Schleifenfasern in das Dach der Sylvischen Wasserleitung. *s* Seitenstrangreste und netzförmig durchbrochene Substanz. *g* gelatinöse Substanz und Fortsetzungen der Hinterstränge. *ba* obere Kleinhirnstiele (Bindearme). *R* Raphe. *b* oberflächliche, *b'* mittlere und *b''* tiefe Querfasern der Brücke. *p* bis *p'* Fortsetzungen der Pyramidenstränge, vermischt mit grauer Substanz und den aus der letzteren hervorgehenden und aufsteigenden Fortsetzungen der Brückenarme oder mittleren Kleinhirnstiele.

marksstränge sowie der seitlich und von oben herantretenden Fortsätze aus dem kleinen Gehirn, constituirt sich innerhalb der Brücke jener ganze Faserzug, der die tiefer gelegenen Nervencentren mit den Gebilden des Großhirns verbindet, der Hirnschenkel. Nebenbei ist aber die Brücke noch durchsetzt von den Wurzelbündeln einiger höher oben entspringender Hirnnerven, deren Ursprungskerne theils auf dem grauen Boden des obersten Theils der Rautengrube, theils in der Nähe der den Centralcanal fortsetzenden Sylvischen Wasserleitung gelegen sind.

In Folge seiner Zerklüftung durch graue Substanz und durch die Querfasern der Brückenarme zerfällt der Hirnschenkel in jene zwei Abtheilungen, die schon die gröbere Zerlegung des Gehirns unterscheidet: den Fuß und die Haube, von welcher letzteren als eine nach der Richtung ihres Verlaufs ihr zugehörige, im übrigen aber deutlich geschiedene Abtheilung die Schleife sich sondert. Zwar stellt keine dieser Abtheilungen eine vollständige functionelle Einheit dar; vielmehr sind in ihnen sehr verschiedenartige Leitungsbahnen zusammengefasst: immerhin scheint dieser Zweitheilung des Hirnschenkels eine erste, freilich noch rohe Sonderung der zahlreichen Leitungssysteme zum Großhirn zu entsprechen. So wird der untere Theil oder Fuß (*p*—*p'* Fig. 72) vorwiegend durch die Fortsetzungen der Pyramiden, der Vorderstrangreste und der Brückenarme gebildet. Der äußerste Theil desselben führt jene Fortsetzung aus den Hintersträngen, die in der Schleifenkreuzung auf die gegenüberliegende Seite tritt (k_2 Fig. 71). Die substantia nigra SÖMMERINGS (*Sn* Fig. 73) ist ein Ganglienkern, der, den Leitungsbahnen des Fußes zugehörend, den Fuß von der Haube trennt. Der darüber gelegene Theil, die Haube (*v'*—*hl* Fig. 72), wird zunächst durch die Seiten-, Hinterstrang- und einen Theil der Vorderstrangreste gebildet, wozu sich im weiteren Verlauf, von den in den Haubenquerschnitt eingelagerten rothen Kernen (*R* Fig. 73) an, noch die oberen Kleinhirnstiele hinzugesellen (Fig. 70 *mf*, *hi*, *cr*). Die eine besondere Abtheilung der Haube bildende Schleife endlich (*sl*—*sl'* Fig. 72) führt ebenfalls theils Fasern aus den Hintersträngen, theils aus den Vordersträngen und dem Cerebellum. Diesen Ursprungsverhältnissen gemäß ist der Fuß derjenige Theil des Hirnschenkels, der, insoweit er direct aus dem Rückenmark stammt, seiner überwiegenden Masse nach motorische Bahnen führt; die Haube und Schleife sind gemischten und, wie es scheint, vorwiegend sensorischen Ursprungs. Ueberall treten aber zu diesen directen Fortsetzungen der Rückenmarkssysteme die Leitungen aus dem Kleinhirn als intracentrale Bahnen hinzu. Die Brücke wird so, wie die Fig. 72 auf einem ungefähr durch ihre Mitte geführten Querschnitt erkennen lässt, zu einem außerordentlich verwickelt gebauten Gebilde, das dabei zugleich in einem

verhältnissmäßig kleinen Raum eine gedrängte Zusammenfassung aller im weiteren Verlauf zum Theil weit aus einander strahlenden Leitungsbahnen enthält. Es war darum ein merkwürdiger Zufall, dass neben der Zirbel, die überhaupt kein nervöses Centrum ist (vgl. oben S. 119), die Brücke von der metaphysischen Psychologie vergangener Zeiten mit Vorliebe als »Sitz der Seele« in Anspruch genommen wurde. Noch HERBART sprach sich für diesen Sitz aus. Handelte es sich darum, einen Gehirntheil zu finden, der durch die in einen kleinen Raum zusammengefasste Complication seines Baues die zusammengesetzte Natur der physischen Substrate des Seelenlebens und damit die Absurdität jener Bemühungen um die Auffindung eines einfachen Seelensitzes veranschaulichen sollte, so würde sich darum wohl kaum eine günstigere Wahl treffen lassen.

4. Grofshirnganglien und Leitungsbahnen der höheren Sinnesnerven.

a. Großhirnganglien.

Unter den Großhirnganglien besitzen die des Mittel- und Zwischenhirns, Vier- und Sehhügel, augenscheinlich die Bedeutung von Zwischenstationen der Leitung: auf ihrer peripheren Seite nehmen sie sensorische und motorische Fasern auf, centralwärts stehen sie mit der Großhirnrinde in Verbindung. Dem entspricht ihre Lage unmittelbar auf den Hirnschenkeln, deren Fasermassen theils unter ihnen hindurch nach dem Vorderhirn ziehen, theils nach oben in die grauen Kerne der Hügel selbst eintreten. Dabei nimmt der Thalamus nur verhältnissmäßig wenig Fasern von unten auf, um dagegen sehr mächtige nach der Hirnrinde zu senden, während bei den Vierhügeln das umgekehrte Verhältniss obwaltet. Beide Hügel bilden, wie wir unten des

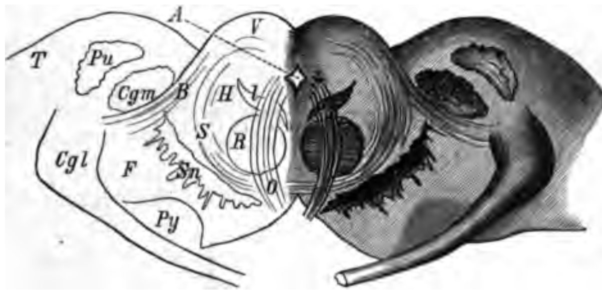


Fig. 73. Senkrechter Schnitt durch den Hirnstamm in der oberen Vierhügelgegend, zum Theil nach EDINGER. *A* Aquaeductus. *B* Arm des Vierhügels. *V* vorderer Vierhügel. *T* Thalamus. *Pu* Pulvinar. *H* Haube. *F* Fuß des Hirnschenkels. *S* Schleife. *Cgm* Corpus geniculatum mediale. *Cgl* Corp. gen. laterale. *R* rother Kern. *Sn* Substantia nigra. *Py* Pyramis. *l* dorsales Längsbündel. *O* Nervus oculomotorius.

näheren sehen werden, namentlich wichtige Knotenpunkte der Sehleitung. Der in Fig. 73 dargestellte Durchschnitt durch eine mittlere Region dieses ganzen Gebietes veranschaulicht einigermaßen diese Verhältnisse.

Dunkler erscheint nach den in sie ein- und austretenden Fasern die Stellung der sogenannten Vorderhirnganglien, des Streifenhügels und seiner beiden Abtheilungen, des geschweiften und Linsenkerns. Beide nehmen von der peripheren Seite her Fasern auf, die zum größten Theil

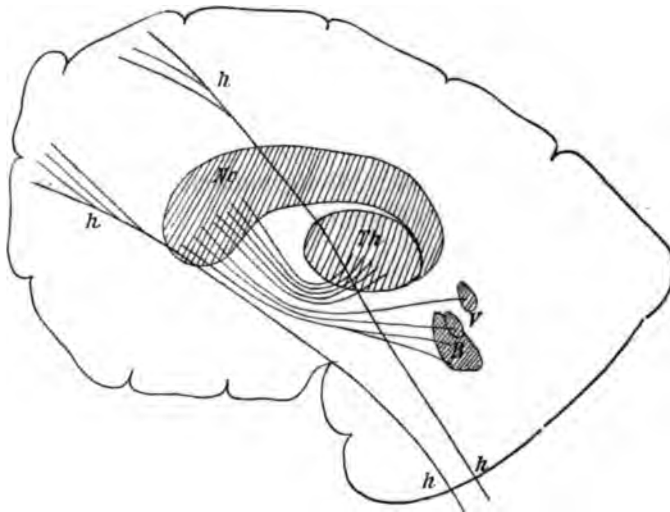


Fig. 74. Schema der Leitungsbahnen zu den vorderen Hirnhügeln, nach EDINGER. *Nc* geschweifter Kern des Streifenhügels. *Th* Thalamus. *V* Vierhügel. *B* graue Massen der Brücke (substantia nigra). Durch *h h* sind die direct aus den Hirnschenkeln in den Stabkranz übergehenden Fasermassen angedeutet. Die Verbindungen zu dem (nicht dargestellten) Linsenkern sind vom Thalamus senkrecht gegen den Beschauer verlaufend zu denken.

den Ganglien des Zwischen- und Mittelhirns entstammen. Die Hirnschenkelfasern ziehen dagegen unter und zwischen diesen Vorderhirnganglien hinweg, ohne in sie einzutreten (Fig. 74). Ebenso gehen aus den grauen Massen derselben keine weiteren Verstärkungen der Stabkranzstrahlung hervor. Demnach scheinen diese Gebilde Endstationen der Leitung zu sein, analog der Hirnrinde, nicht Zwischenstationen, wie die Seh- und Vierhügel[1].

[1] EDINGER, a. a. O. S. 272. BECHTEREW, Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 439.

b. Leitungsbahnen der Geschmacks- und Geruchsnerven.

Unter den in das Zwischen-, Mittel- und Vorderhirngebiet fallenden Leitungen gehören diejenigen der Sinnesnervenbahnen zu den bis jetzt am besten durchforschten und zugleich zu den relativ am meisten functionell verständlichen. Wegen ihrer großen psychologischen Bedeutung mögen darum die wichtigsten dieser Verhältnisse etwas eingehender geschildert werden. Wir wollen dabei von den Leitungsbahnen des Geschmacks- und Geruchssinnes ausgehen, weniger deshalb, weil hier die peripheren Sinnesgebiete in nahen räumlichen und functionellen Beziehungen stehen, als vielmehr deshalb, weil sie in gewissem Sinne typische Vorbilder der bei der Hör- und Sehleitung bestehenden weit verwickelteren Verhältnisse bieten. Von diesen beiden Sinnesleitungen nähert sich nämlich die Geschmacksbahn am meisten den Einrichtungen, die uns bei den sensibeln Bahnen des allgemeinen Sinnes begegnet sind. Nachdem die leitenden Fasern das Centralorgan verlassen haben, durchsetzen sie nur noch einmal, und zwar nahe dem Centrum, bipolare Zellen, die den Spinalganglienzellen analog sind, um sich dann in der Peripherie des Sinnesorgans in ein Netz aufzulösen, das sich zwischen Elementen von nicht nervöser, epithelialer Natur vertheilt. Umgekehrt bietet die Geruchsbahn in der ausgesprochensten Weise den Typus jener zweiten Classe von Sinnesleitungen, deren Eigenthümlichkeit darin besteht, dass centrale Nervenzellen bis in das periphere Organ vorgeschoben sind, so dass dieses wesentlich selbst als ein Theil des Centralorgans erscheint. (Vgl. oben S. 39.)

Die Bahn der Geschmacksnerven bietet übrigens ein von dem der andern specifischen Sinnesnerven abweichendes Verhalten auch darin, dass die Geschmacksfasern, wohl in Folge ihrer Vertheilung über ein räumlich ziemlich ausgedehntes Functionsgebiet, in zwei Nervenstämmen verlaufen: die für die vordere Abtheilung jenes Gebietes bestimmten in dem Lingualis (*L* Fig. 75), die für die hintere Abtheilung im Glossopharyngeus (*G*). Diese Sonderung scheint aber nur eine äußerliche zu sein. Beide Geschmacksnervenbahnen entspringen nämlich aus den gleichen grauen Kernmassen am Boden der Rautengrube. Die Geschmacksfasern nach dem vordern Theil der Zunge schließen sich jedoch zunächst dem Facialis an, wo sie am Knie desselben (*F*) die Zellen eines besonderen kleinen Ganglions durchsetzen, um sich dann in der »Chorda tympani« (*Ch*) dem Lingualisstamm des Nervus trigeminus anzuschließen. Der für den hinteren Theil der Zunge bestimmte Nervus glossopharyngeus dagegen durchsetzt das Ganglion dieses Nerven. In der Peripherie lösen sich beide Nerven, wie wir bei der Betrachtung der peripheren Sinnesapparate sehen werden

(Cap. VII, 4), in Endfibrillen auf, die in und zwischen den Schmeckbechern endigen, ohne dabei, wie es scheint, mit andern als epithelartigen Endgebilden in Contact zu kommen. Der in Fig. 75 übersichtlich dargestellte Verlauf entspricht demnach vollständig einer allgemeinen sensibeln Leitung, wie sie in Fig. 21 und 67 (S. 42 u. 161) für die Rückenmarksnerven angegeben wurde, da man die Ganglien VII und IX wohl als Analoga der Spinalganglien betrachten darf.

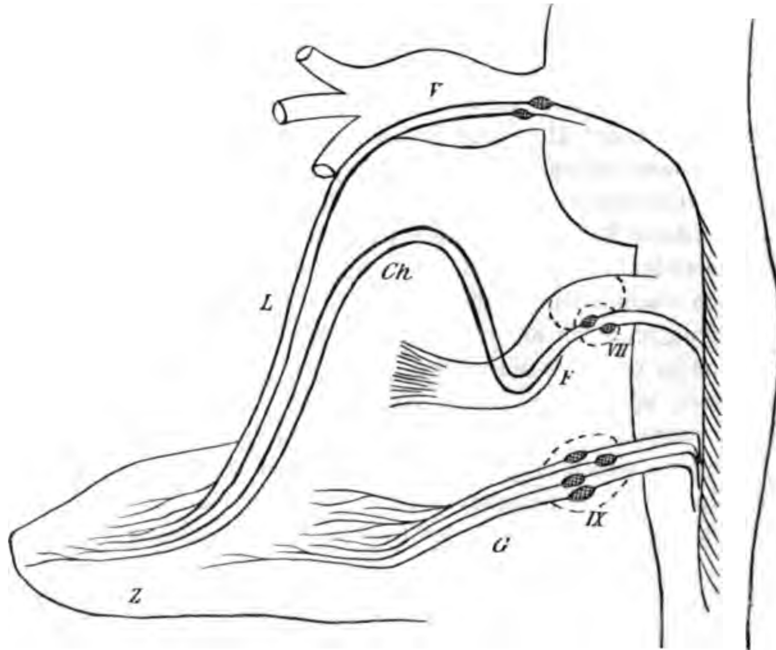


Fig. 75. Schema des Ursprungs der Geschmacksnerven, nach EDINGER. *V* fünfter Hirnnerv (Trigeminus). *L* Zungenast desselben (Lingualis). *F* Knie des Nervus facialis. *G* Glossopharyngeus. *Ch* Chorda tympani. *VII* Ganglion geniculi. *IX* Ganglion Glossoph. *Z* Zunge.

Wesentlich hiervon abweichend verhalten sich die Bahnen der Geruchsnerven, derjenigen Sinnesnerven, deren Ursprung am weitesten nach vorn liegt, so dass sie gewissen Rindenregionen des Großhirns unmittelbar genähert sind. Dadurch kommt es, dass der Olfactorius von seinem Ursprung an keinen einheitlichen Nerven bildet, sondern in der Form zahlreicher feiner Fäden direct aus einem der Rinde zugehörigen Gehirntheil, dem Riechkolben (bulbus olfactorius, Fig. 52, S. 120) hervorkommt. In der Peripherie beginnt hier die Leitung in Zellen der Riechschleimhaut (*A* Fig. 76), die, zwischen Epithelzellen gelagert, den Charakter von Nervenzellen besitzen, die ihren Achsenfaden centralwärts

aussenden. In ihrem Verlauf nach dem Riechkolben zersplittern sich dann diese Achsenfäden in feine Fasern, die in einem dichten Knäuel zumeist mit den Dendriten kleiner Nervenzellen in Contact treten (*a*, *b*). Aus jeder dieser Zellen sammelt sich wieder ein Hauptfortsatz, der in eine große dem Riechkolben angehörige Nervenzelle (*C*) übergeht, die bereits als die nächste Hinrindenstation der Riechbahn anzusehen ist. Von ihr aus entspringen dann weiterhin wahrscheinlich durch die seitlich abgehenden Dendriten vielverzweigte Nebenleitungen, während sich die centripetale Hauptleitung in der Richtung der Pfeile in den auf der andern Seite aus den Zellen hervorgehenden, in den Riechtractus übergehenden Neuriten fortsetzt. Neben dieser über ein peripheres und ein centrales Neuronengebiet sich erstreckenden centripetalen Hauptleitung findet sich nun aber noch ein zweites System centraler Riechzellen, die nach der Richtung ihrer Fortsätze und deren Verbindungen wahrscheinlich als Knotenpunkte eines centrifugalen Leitungssystems anzusehen sind. Aus diesen Zellen *D* geht nämlich bloß ein einziger peripher gerichteter Neurit hervor, der sich innerhalb der Glomeruli in ein feines Endfasernetz auflöst (*c*). Gegenüber dem Typus der sensibeln Tastleitung ist demnach die Riechbahn vor allem dadurch gekennzeichnet, dass das periphere Sinnesorgan selbst hier als ein peripher gelagerter Theil der Hinrinde erscheint, womit denn auch zusammenhängt, dass die Olfactoriusfasern mehr den Charakter centraler als peripherer Nervenfasern besitzen. Dazu kommt noch als ein zweites Moment die wahrscheinliche Existenz einer centrifugal gerichteten Nebenbahn; und daran schließt sich endlich eine centrale Verbindung der Olfactoriusgebiete beider Seiten durch die sogenannte vordere Hirncommissur

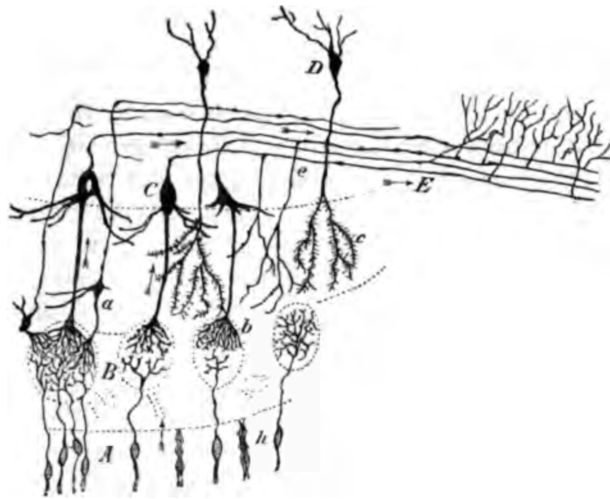


Fig. 76. Ursprung und Endigung der Riechnerven beim Menschen, nach RAMON Y CAJAL. *A* periphere Riechzellen. *h* Epithelzellen zwischen denselben. *a* kleine intermediäre Nervenzellen. *B* Dendriten der Glomeruli. *C* centrale Riechzellen. *b* deren Dendriten im Glomerulus. *D* Zellen einer wahrscheinlich centrifugalen Bahn. *c* Endsplitterungen derselben. *E* Fasern des Tractus olfactorius mit Collateralen *f*. *e* freie Nervenendigungen.

(*ca* Fig. 53, S. 122), die vermuthlich die Bedeutung einer Olfactoriuskreuzung besitzt, durch die ebensowohl die centripetalen Bahnen nach der entgegengesetzten Hirnhälfte geführt wie in centrifugaler Richtung (durch die Neuronen *D c*) Miterregungen der peripheren Zellen *A* der entgegengesetzten Seite vermittelt werden können.

c. Leitungsbahnen des Hörnerven.

Nach den Verhältnissen der Nervenendigung in der Schnecke des Gehörorgans, diesem beim Menschen und bei den höheren Wirbelthieren wahrscheinlich allein der Gehörsempfindung dienenden Theil des sogenannten Gehörlabyrinths, entspricht der periphere Ausgangspunkt der Hörleitung vollständig dem Typus der Tastnervenleitung. Die Endfibrillen des Acusticus erstrecken sich nämlich in der Grundmembran der Schnecke zwischen die epithelialen und bindegewebigen Gebilde (vgl. unten Cap. VII, 4), und durchsetzen dann im Gehörgang der Schnecke (*S* Fig. 77) Gruppen bipolarer Ganglienzellen (*g*), die denen der Spinalganglien gleichen und zusammen als Ganglion spirale bezeichnet werden. Aus den Zellen dieses Ganglion spirale, welches demnach einem etwas vorgeschobenen Spinalganglion entspricht, gehen dann centralwärts verlaufende Neuriten hervor, die sich in verschiedenen Ansammlungen grauer Massen, hauptsächlich aber in zwei größeren Kernen in der Region der Rautengrube, einem etwas kleineren vorderen, dem vorderen Acusticuskern (*VA*), und einem größeren hinteren, dem sogenannten Tuberculum acusticum (*Ta*), in Fasernetze auflösen, die mit den Ausläufern der hier lagernden Zellen in Contact treten. Aus beiden Ganglien ziehen dann in kleinerer Menge Fasern auf der gleichen Seite (*uf*), in größerer gekreuzte Fasern (*kf*) nach oben. Die ersteren gehen theils zum unteren Vierhügel, theils, der Schleife sich anschließend, direct zur Großhirnrinde, während sich außerdem wahrscheinlich vom Tuberculum acusticum aus eine Zweigbahn mit den unteren Kleinhirnstielen nach dem Kleinhirn (*Cb*) begibt. Die größte Zahl der aus den beiden genannten Kernmassen hervorkommenden Faserzüge tritt aber theils direct, theils durch die oberen Oliven (*Ol*), in deren jeder die Leitung auf neue Neuronengebiete übergeht, auf die andere Seite und gelangt erst hier, als gekreuzte Bahn, wiederum theils zum hinteren Vierhügel (*UV*), theils in der Schleife zu dem Acusticusgebiet der Großhirnrinde (*H*). Weitere in den Zellen der oberen Oliven entspringende Neuriten (*r' r'*) schlagen einen kürzeren Weg ein, indem sie sich theils direct, theils gekreuzt zu Kernen motorischer Nerven begeben. Diese letztere Bahn ist demnach als eine Reflexbahn anzusehen. Die nach den unteren Vierhügeln gerichtete Zweigleitung setzt sich ferner, durch deren Zellenlager unterbrochen, nach den oberen Vierhügeln (*OV*) fort,

von denen aus wiederum ein centrifugales Fasersystem (*rr*) zu motorischen Kernen, namentlich auch zu den Kernen der Augenmuskelnerven verläuft. Demnach ist diese Vierhügelbahn wahrscheinlich ebenfalls zum einen Theil eine Reflexbahn, während zu einem andern Theil wohl die Vierhügel eine Durchgangsstation bilden, von der aus sich eine weitere centripetale Leitung nach den vorderen Hirnganglien fortsetzt. Zu den

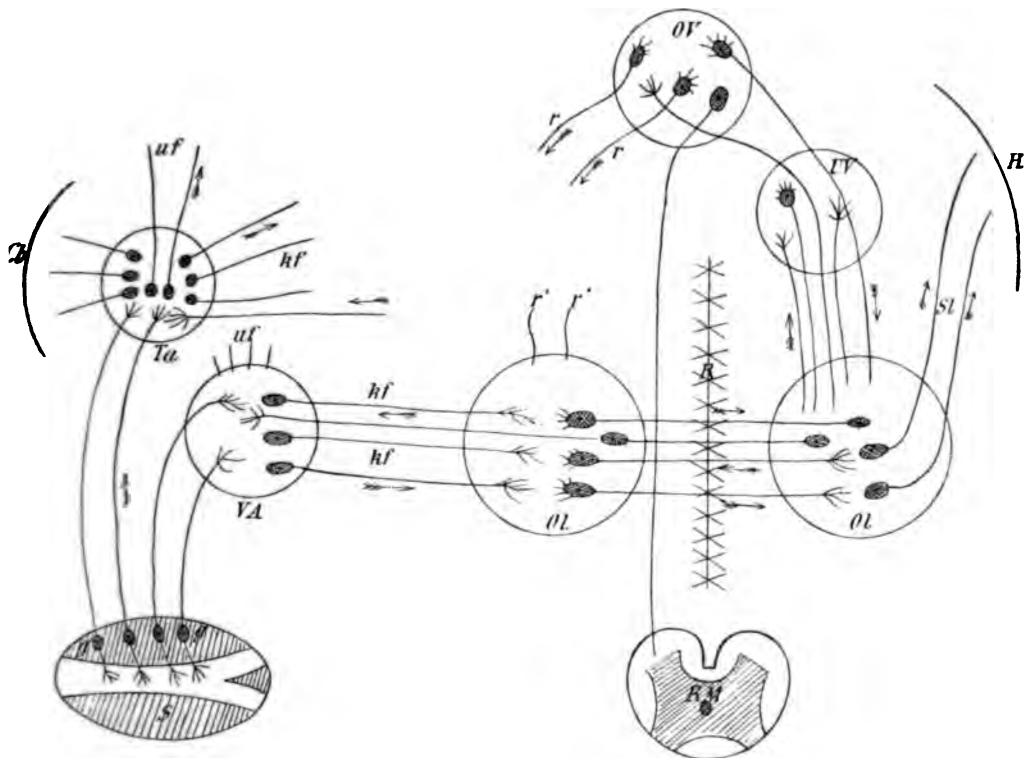


Fig. 77. Schema der Hörnervenleitung, nach HELDs Schemen combinirt und vereinfacht. *S* Schnecke. *g* bipolare Ganglienzellen des Gangl. spirale. *Ta* Tuberculum acusticum. *Cb* Kleinhirn. *VA* vorderer Acusticuskern. *Ol* obere Olive. *R* Mittellinie des verl. Marks und der Brücke mit Kreuzungsfasern (Raphe). *RM* Rückenmark. *UV* unterer Vierhügel. *OV* oberer Vierhügel. *Sl* Schleife. *H* Hirnrinde. *r r* Reflexbahnen zu den motorischen Kernen der Augen- und Antlitzmuskeln. *r' r'* Reflexbahnen aus den oberen Oliven zu den Körpermuskeln. *uf* ungekreuzte Fasern. *kf* Kreuzungsfasern.

geschilderten sensorischen Leitungen kommt dann schließlich noch eine weitere zwischen den gleichen Zellenstationen der Vierhügel (*OV*, *UV*) und der Acusticuskerne (*VA* und *Ta*), die nach der peripher gerichteten Stellung der Neuriten eine zu der im Schema angegebenen entgegengesetzte Leitungsrichtung hat, also eine c e n t r i f u g a l e Bahn zu sein

scheint, welche die centripetale ebenfalls in ihrem größeren Antheil gekreuzt, in ihrem kleineren ungekreuzt begleitet: sie ist durch die abwärts gerichteten Pfeile angedeutet. Danach ergeben sich folgende Leitungswege: 1) die primäre, dem Typus der Spinalnerven entsprechende Bahn von den peripheren Endfasern des Hörnerven zu dem einem Spinalganglion äquivalenten Ganglion spirale und von diesem zu den im verlängerten Mark gelagerten Acusticuskernen (*VA* und *Ta*), 2) die in diesen Kernen beginnende centripetale Hauptbahn, die sich in einen kleineren ungekreuzten und einen größeren gekreuzten Antheil sondert und, theils in den oberen Oliven, theils in andern grauen Kernmassen unterbrochen, zur Großhirnrinde verläuft, 3) eine in denselben Kernen des verlängerten Marks beginnende ebenfalls theils ungekreuzt, theils gekreuzt verlaufende Zweigbahn nach den Vierhügeln und weiterhin wahrscheinlich nach den vorderen Hirnganglien, 4) Reflexbahnen, die theils schon in den oberen Oliven, theils erst in den oberen Vierhügeln zu motorischen Kernen überführen und namentlich auch die Bahnen der Augenmuskelnerven und der bei den Sprachbewegungen betheiligten Antlitzmuskeln in sich schließen, 5) eine wiederum in den primären Acusticuskernen beginnende Zweigbahn zum Cerebellum, und endlich 6) eine centrifugale sensorische Bahn, die von den Vierhügelkernen ausgeht, um sich in ihrem peripheren Verlauf der entsprechenden centripetalen Bahn anzuschließen[1].

Aus diesen Verhältnissen erhellt die ungeheure Vielseitigkeit der Beziehungen, in denen sich das Gehörorgan durch seine centralen Bahnen befindet. Als besonders bedeutsam ist dabei, abgesehen von der doppelseitigen, gekreuzten und ungekreuzten Verbindung mit der Großhirnrinde, einerseits die Reflexbahn hervorzuheben, die die Gehörscentren mit den Ursprungspunkten von Muskelnerven, darunter mit den Centren der Articulationsbewegungen und der für die Orientirung des Körpers besonders wichtigen Augenbewegungen, verbindet. Anderseits tritt auch hier wiederum die Existenz centripetaler Bahnen hervor, durch welche möglicher Weise die Erregungen des gegenüberliegenden Gehörorgans oder auch andere sensorische Erregungen, die im Mittelhirngebiet ihre Knotenpunkte finden, in der Form der Mitempfindung übertragen werden.

Dem von der Schnecke kommenden eigentlichen Hörnerven schließt sich übrigens in einem Theil seines peripheren Verlaufs der von dem Vorhof und den Bogengängen kommende, in der Regel ebenfalls dem Acusticus zugerechnete Zweig des achten Hirnnerven, der Nervus vestibularis, an. In seinem centralen Verlauf scheint er jedoch andere Wege

[1] Die obige Darstellung nach HELD, Archiv für Anatomie. 1893, S. 201 ff.

einzuschlagen, indem er besondere Kerngebilde durchwandert und schließlich auch, wie die secundären Degenerationen lehren, in gesonderten Gebieten der Hirnrinde endet[1].

d. Leitungsbahnen des Sehnerven.

Die Sehleitung unterscheidet sich von der Hörleitung wesentlich dadurch, dass die Sehfläche selbst, analog wie die Riechfläche, ein in die Peripherie des Körpers vorgeschobener Theil des Centralorgans ist, daher auch die Sehnervenfasern nach ihrem Austritt aus der Retina sogleich zum größten Theil den Charakter centraler Nervenfasern besitzen. Die der Lichtempfindung ihre specifische Qualität gebenden Zellen, die Zapfen und Stäbchen (*Z* und *S* Fig. 78), die man darum als Sehzellen zu bezeichnen pflegt, besitzen den Charakter von Sinnesepithelien, die, analog den Geschmackszellen, nur durch Contact mit den Endfibrillen der Opticusleitung in Verbindung stehen. In den über ihnen liegenden Retinaschichten befinden sich dann Nervenzellen in mehrfacher Lage, die sich deutlich in zwei wesentlich verschiedene Formen sondern: in die multipolaren großen Ganglienzellen (G_2), die nach dem Verhältniss ihrer Neuriten und Dendriten als nächste Ausgangsstationen der centripetal von der Netzhaut nach dem Gehirn gerichteten Opticusleitung erscheinen, und in bipolare Ganglienzellen (G_1) sowie weitere in die Nähe der Elemente *Z* und *S* vorgeschobene (in der Figur weggebliebene) mehrstrahlige Schaltzellen. Diese Elemente bilden sämmtlich ein zwischen die letzten Endfibrillen der peripheren Opticusleitung und die großen Ganglienzellen (G_2) eingeschaltetes Neuronengebiet, das als das letzte periphere Glied der centripetalen Sehleitung angesehen werden darf. Dazwischen finden sich aber außerdem Endzersplitterungen von Neuriten (*c*), die nicht aus Zellen der Retina selbst, sondern von centraleren Regionen, wahrscheinlich den oberen Vierhügeln herstammen, da die letzteren, wie wir sogleich sehen werden, wichtige Knotenpunkte in der gesammten Sehnervenleitung bilden. Das in der Retina nach außen getretene Centralgebiet gleicht also der Riechfläche auch darin, dass bei ihm die Verhältnisse ebenfalls auf eine der centripetalen Hauptbahn beigegebene centrifugale Nebenbahn hinweisen[2].

Nachdem sich nun die der Hauptmasse nach centripetal, in einem kleineren Antheil aber wahrscheinlich centrifugal leitenden Fasern im Sehnerven gesammelt haben, tritt in der Sehnervenkreuzung, dem Chiasma nervorum opticorum, eine sichtlich für das Zusammenwirken der zwei

---

[1] BECHTEREW, Die Leitungsbahnen. S. 169 ff.
[2] Näheres über die nervösen Endapparate der Retina vgl. unten Cap. VII, 4.

Augen beim Sehact überaus wichtige Vertheilung der Opticusfasern auf die weiter nach dem Centralorgan ziehenden Bahnen ein. Schon die Art, wie sich diese Vertheilung allmählich phylogenetisch gestaltet, ist hier charakteristisch. Während sie nämlich bei den niederen Wirbelthieren bis herauf zu den Vögeln in einer totalen Kreuzung der Bahnen besteht, so dass die rechte Hirnhälfte ausschließlich die linke Opticusbahn aufnimmt und umgekehrt, treten in der Säugethierreihe von den niederen Gattungen an mehr und mehr directe Bahnen zu den Kreuzungsfasern hinzu, bis schließlich beim Menschen die Vertheilung eine annähernd gleiche geworden ist, so dass die eine, und zwar die temporale Hälfte der Retina in den Tractus opticus der entgegengesetzten, die andere, nasale Seite in den der gleichen Seite übergeht[1]. Bestimmter als durch die directe anatomische

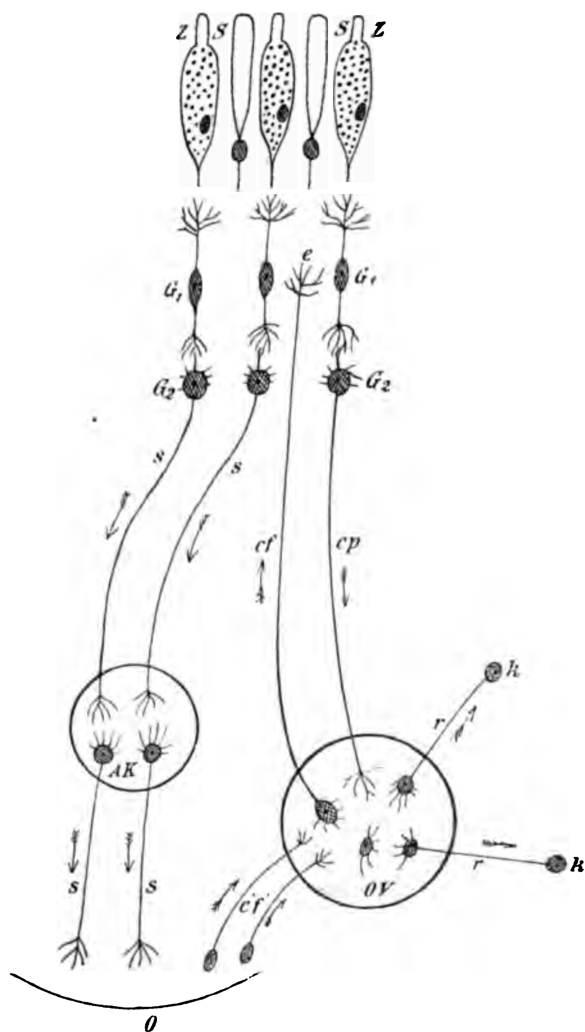


Fig. 78. Schema der Sehnervenleitung, zum Theil nach v. MONAKOW. *Z S* Zapfen und Stäbchen der Retina. G_2 große Nervenzellen der Ganglienzellenschicht. G_1 bipolare Nervenzellen. *c* Endsplitterungen centrifugaler Opticusfasern. *OV* oberer Vierhügel. *AK* äußerer Kniehöcker. *O* Occipitalrinde. *s s* directe Sehstrahlung. *c' f'* centrifugale Sehleitung zum oberen Vierhügel. *cp* centripetale, *cf* centrifugale sensorische Mittelhirnbahn. *r r* Reflexbahnen zu den Kernen (*k k*) der Augenmuskelnerven.

[1] RAMON Y CAJAL, Die Structur des Chiasma opticum. Deutsch von J. BRESLER. 1899.

Untersuchung, die in diesem Fall nur schwierig den Verlauf im einzelnen zu verfolgen vermag, ergibt sich diese in dem Chiasma des Menschen eintretende Vertheilung aus pathologischen Beobachtungen über die bei halbseitiger Zerstörung des Sehcentrums oder bei dem Druck von Geschwülsten auf den Tractus opticus einer Seite eintretenden partiellen Erblindungen. Diese Beobachtungen ergeben im wesentlichen das in Fig. 79 dargestellte Schema, in welchem die zu einander gehörigen Netzhaut- und Sehnervenhälften durch übereinstimmende Schraffirungen angedeutet sind. Danach hat jede temporale Netzhauthälfte eine gekreuzte (*t t*),

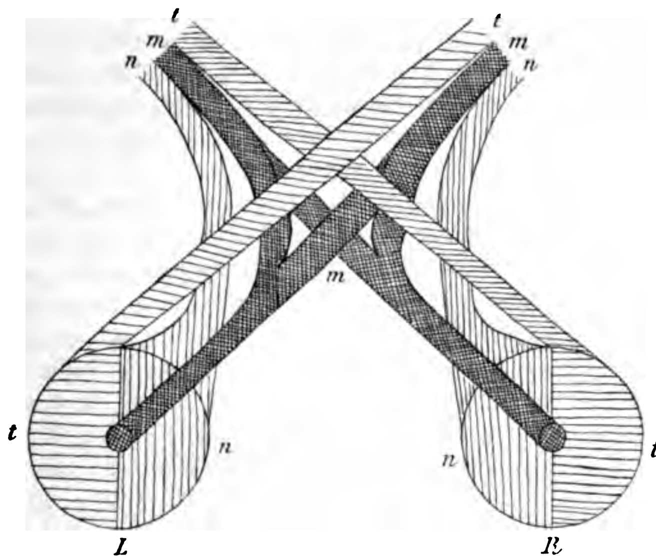


Fig. 79. Schema der Sehnervenkreuzung beim Menschen, nach VIALET. *L* linke, *R* rechte Retina. *t* Kreuzungsfasern der Temporalhälfte. *n* ungekreuzte Fasern der Nasalhälfte. *m* doppelseitig verlaufende Fasern des Netzhautcentrums.

jede nasale eine rechtläufige Bahn (*n n*). Im Sehnerven vor der Kreuzung liegt die gekreuzte Bahn nach außen, die ungekreuzte nach innen; nach der Kreuzung tritt umgekehrt jene auf die äußere, diese auf die innere Seite des Tractus opticus. Gegenüber beiden nur einseitig im Gehirn vertretenen Netzhauthälften ist dann aber die centrale Region des Sehens, an der die Netzhautelemente am dichtesten gelagert sind, die Macula lutea, durch eine doppelseitige Vertretung bevorzugt. Eine einseitige Zerstörung der centralen Opticusfasern hat daher halbseitige Beschränkung des Gesichtsfeldes (Hemianopsie) zur Folge, mit Ausschluss der den Fixirpunkt umgebenden Stelle des directen Sehens, die nur dann erblindet, wenn die

centrale Störung eine doppelseitige ist[1]. Auf die Beziehungen dieser eigenthümlichen Vertheilungsverhältnisse zu den Functionen des Sehens werden wir unten zurückkommen (S. 228 ff.).

Die dergestalt auf jeder Hirnseite aus temporalen Bahnen der entgegengesetzten, aus nasalen der gleichen und aus macularen jeder Netzhaut zusammengesetzte Leitung des Tractus opticus zerfällt nun, wie weiterhin die Fig. 78 unter Abstraction von den soeben geschilderten Verhältnissen der Kreuzung schematisch veranschaulicht, jederseits wieder in zwei Bahnen, deren eine zunächst zu den äußeren Kniehöckern (*AK*) gerichtet ist, während die zweite zu dem oberen Vierhügelpaar (*OV*) verläuft. Beide Bahnen scheinen, trotz der räumlichen Nähe von Vierhügel und Kniehöcker (vgl. Fig. 48, S. 115), nicht mit einander in Verbindung zu stehen; ebenso tritt die Opticusbahn zum vorderen Vierhügel direct zu diesem durch die vorderen Vierhügelarme, ohne die unteren Vierhügel zu berühren. Von diesen beiden Bahnen bildet die erste, nach dem Kniehöcker gerichtete die directe Sehstrahlung (*s s*) nach der Rinde des Occipitalhirns. In den grauen Kernen des Kniehöckers geht sie in ein neues Neuronengebiet über, dessen Achsenfasern sich dann in der Hirnrinde in Endfasern zersplittern. Anderseits gehen aus großen Pyramidenzellen der Rinde Achsenfasern hervor, die wahrscheinlich den in die oberen Vierhügel eintretenden Stabkranzfasern sich anschließen und demnach wahrscheinlich eine nach diesem sich erstreckende centrifugale Leitung (*c' f'*) bilden. Die vorderen Vierhügel selbst, in denen sowohl Endsplitterungen von Fasern wie Ursprünge von Neuriten aus Ganglienzellen wie endlich mannigfache Schaltzellen vorkommen, und die ebensowohl Fasern zu dem peripheren Sinnesorgan wie solche zu den Kernen der Augenmuskelnerven entsenden, erscheinen auf diese Weise als sehr complexe Zwischenstationen. Während sie einerseits jene centrale von der Hirnrinde kommende Leitung aufnehmen, bilden sie nach der Peripherie hin Ursprungsstätten sensorischer und motorischer Fasern, wobei die sensorischen Leitungen wieder theils centripetal zu ihnen hin wie centrifugal von ihnen weg gerichtet sind. Hiernach umfassen die Fasern des Tractus opticus, wenn wir von den oben besprochenen Kreuzungsverhältnissen absehen, folgende Bahnen: 1) die centripetale sensorische Hauptbahn (*s s*), die in der Retina in den großen multipolaren Ganglienzellen (G_2) die peripher zuströmenden Erregungen aufnimmt, dann in dem äußeren Kniehöcker (*AK*) eine wiederum durch Ganglienzellen unterbrochene Zwischenstation hat, und endlich in der

[1] GUDDEN, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 25, S. 1. VON MONAKOW, Archiv für Psychiatrie, Bd. 23, 1892, S. 619, und Bd. 24, S. 229. GILLET et VIALET, Les centres cérébraux de la vision. 1893.

Sehstrahlung des Stabkranzes zur Hirnrinde gelangt; 2) eine sensorische centripetale Mittelhirnbahn (*cp*), die nach den vorderen Vierhügeln geht, hier ebenfalls in ein neues Neuronengebiet und schließlich wahrscheinlich in die centrifugalen zu den Nervenkernen der Augenmuskeln verlaufenden Bahnen (*r r*) übergeht, so dass diese ganze Bahn *cp r r* eine Reflexbahn darstellt, durch die im Mittelhirn Retina und Augenmuskelnerven verknüpft sind. Dazu kommt dann noch 3) eine nach der Verbindungsweise ihrer Elemente anzunehmende centrifugale Bahn, die wieder in zwei Antheile zerfällt: in den von der Sehrinde nach dem Mittelhirn gerichteten, in den oberen Vierhügeln endenden centralen *c'f'*, und in den hier beginnenden und, wie wir oben sahen, in der Retina endigenden peripheren Antheil *c f*. Diese Verhältnisse machen es begreiflich, dass schon im Mittelhirn, in Folge der im Vierhügel stattfindenden Uebertragungen, Reactionen auf Lichteindrücke ohne jede Betheiligung der Hauptbahn, als Reflexe auf das Augenmuskelsystem, und durch weitere Verbindungen auch als solche auf andere Körpermuskeln, ausgelöst werden können. Anderseits wird man in den nach der Richtung der Neuronenverbindungen mit Wahrscheinlichkeit vorauszusetzenden centrifugalen Bahnen theils Substrate für directe Rückwirkungen centraler Erregungen auf die peripheren Nervengebilde, theils aber auch wieder Uebertragungsbahnen vermuthen dürfen, durch welche mit Erregungen der einen Netzhaut Miterregungen der andern central vermittelt werden[1].

5. Motorische und sensorische Leitungsbahnen zur Grofshirnrinde.

a. Allgemeine Methoden zur Nachweisung der Rindencentren.

Der Verlauf der theils direct aus den Hirnschenkeln, theils aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien der Großhirnrinde zustrebenden Fasersysteme, der bis dahin, soweit es die anatomische Untersuchung und die nach der Trennung der Fasern von ihren Functionscentren eintretenden Degenerationen gestatten, verfolgt wurde, gibt über die letzte Vertheilung der centralen Fasersysteme nur unvollkommene Aufschlüsse. Namentlich gestatten die bis jetzt zum Theil unentwirrbaren Faserverflechtungen

---

[1] MONAKOW, Archiv für Psychiatrie, Bd. 20, 1889, S. 714 ff. BECHTEREW, Die Leitungsbahnen, S. 199 ff. RAMON Y CAJAL, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux. 1894. Studien über die Hirnrinde des Menschen. I. Die Sehrinde. 1900. Zu der Reflexbahn *r r* zu den Kernen der Augenmuskelnerven kommt noch eine andere, die den Reflex der Lichtreizung auf die Pupille vermittelt. Sie ist noch nicht zureichend verfolgt, scheint aber wesentlich andere Wege einzuschlagen, da weder Zerstörungen der vorderen Vierhügel noch solche der Kniehöcker die Pupillenreaction aufheben. (Vgl. BECHTEREW a. a. O. S. 215.)

keine zureichende Feststellung der Beziehungen, in denen die einzelnen Gebiete der Großhirnrinde zu den tiefer gelegenen Nervencentren sowie zu den peripheren Körpertheilen stehen. Hier treten daher der physiologische Versuch und die pathologische Beobachtung ergänzend ein: der physiologische Versuch, durch den sich am Thiergehirn eine gewisse Zuordnung bestimmter Rindengebiete zu den einzelnen motorischen und sensorischen Functionen der peripheren Organe gewinnen lässt; die pathologische Beobachtung, die das nämliche für das menschliche Gehirn durch die Vergleichung der während des Lebens beobachteten Functionsstörungen mit den nach dem Tode gewonnenen Sectionsbefunden zu erreichen strebt. Die durch den Thierversuch gewonnenen Ergebnisse lassen sich natürlich nur insoweit, als sie die allgemeine Frage der Vertretung der Körperorgane in der Großhirnrinde beantworten, auf den Menschen übertragen; über die locale Endigung der einzelnen Leitungsbahnen im menschlichen Gehirn können dagegen nur pathologische Beobachtungen Aufschluss geben. Die letzteren sind außerdem dadurch von höherem Werthe, dass bei ihnen das Verhalten der Empfindung einer sichereren Prüfung zugänglich ist, als bei den Thierversuchen; sie führen freilich anderseits den Nachtheil mit sich, dass wegen der relativen Seltenheit umschriebener Läsionen der Rinde und des Hirnmantels die Erfahrungen nur langsam gesammelt werden können.

Die Thierversuche zerfallen im allgemeinen in die zwei Classen der Reizversuche und der Ausfallsversuche, wobei wir unter den letzteren alle diejenigen Experimente verstehen wollen, bei denen es darauf abgesehen ist, die Function irgend eines Rindengebietes vorübergehend oder dauernd aufzuheben. Bei den Reizversuchen kommen als Reizsymptome Bewegungserscheinungen (Muskelzuckungen oder dauernde Contractionen) zur Beobachtung; den Ausfallsversuchen folgt die Aufhebung oder Störung von Bewegungen oder von Empfindungen. Zur Feststellung der Endigungen motorischer Leitungsbahnen kann man sich beider Versuchsweisen bedienen, während für die sensorischen Gebiete vorzugsweise die Ausfallsversuche gewählt werden müssen. Da nun aber in zahlreichen Theilen der Großhirnrinde intracentrale Bahnen aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien endigen, die erst nach sehr verwickelten Umwegen mit motorischen oder sensorischen Leitungsbahnen oder mit beiden in Verbindung stehen, so wird von vorn herein zu erwarten sein, dass nicht jede experimentelle oder pathologische Veränderung an einer begrenzten Stelle von merkbaren Symptomen gefolgt ist; und selbst wenn solche eintreten, werden im allgemeinen nicht einfache Reizungs- und Lähmungserscheinungen, wie sie etwa bei der Erregung und Durchschneidung peripherer Nerven entstehen, zur Beobachtung kom-

men. In der That bestätigt sich dies durchaus in der Erfahrung. An vielen Punkten verlaufen die Eingriffe symptomlos: wo Erscheinungen eintreten, da besitzen die Muskelerregungen häufig den Charakter zusammengesetzter Bewegungen; die Ausfallssymptome aber manifestiren sich als bloße Störungen der Bewegung oder als unvollkommene sinnliche Wahrnehmungen, selten und in der Regel nur bei ausgedehnteren Läsionen als vollständige Aufhebungen derselben. Demgemäß wollen wir im folgenden, um diese Vieldeutigkeit der experimentellen Erfolge an der Großhirnrinde schon im Ausdruck anzudeuten, als centromotorische Rindenstellen solche bezeichnen, deren Reizung Bewegungen bestimmter Muskeln oder Muskelgruppen, und deren Ausrottung eine Störung dieser Bewegungen herbeiführt; centrosensorische Stellen sollen dagegen diejenigen genannt werden, deren Entfernung irgend welche Ausfallssymptome sensorischer Art im Gefolge hat[1]. Mit diesen Ausdrücken sollen aber vorläufig weder Voraussetzungen über die Bedeutung jener Reizungs- und Ausfallserscheinungen, noch solche über die Function der betreffenden Rindengebiete verbunden werden. Für die Beantwortung der hier allein zu erörternden Frage nach der Endigung der Leitungsbahnen in der Großhirnrinde kommt es ja zunächst nur darauf an, mit welchen peripheren Organen die einzelnen Regionen der Rinde in einer functionellen Beziehung stehen. Wie aber derartige functionelle Beziehungen zu denken seien, und in welcher Weise dabei die verschiedenen Rindengebiete theils wechselseitig, theils mit den niedrigeren Centraltheilen zusammenwirken, bleibt vorläufig außer Betracht. Als ein Gesichtspunkt, der auch für die Beurtheilung der Leitungsverhältnisse bedeutsam ist, mag jedoch schon hier hervorgehoben werden, dass mit Rücksicht auf die in den Centraltheilen vorliegenden verwickelten Verhältnisse von vornherein die Existenz mehrerer centromotorischer Gebiete für eine und dieselbe Bewegung und mehrerer centrosensorischer für ein und dasselbe Sinnesorgan möglich, und dass die Existenz von Rindengebieten, die centromotorische und centrosensorische Functionen in sich vereinigen, keineswegs ausgeschlossen ist. Die Nachweisung von Reizungs- und Ausfallserscheinungen kann also immer nur andeuten, dass die betreffende Stelle der Rinde mit den Leitungsbahnen der entsprechenden

---

[1] Ich vermeide hier die einfachen Bezeichnungen motorisch und sensorisch deshalb, damit von vornherein der wesentliche Unterschied, der hier gegenüber den Verhältnissen der Leitung in den peripheren Nerven obwaltet, angedeutet werde; die mehrfach gebrauchten Ausdrücke psychomotorisch und psychosensorisch scheinen mir ungeeignet, weil sie an eine Betheiligung des Bewusstseins oder der seelischen Functionen denken lassen, die mindestens hypothetisch ist. Auch kommt in Betracht, dass manche nicht in der Hirnrinde gelegene Centraltheile, wie z. B. die Hirnganglien, ebenfalls in einem gewissen Grade jene Eigenschaften besitzen.

Muskel- oder Sinnesgebiete in irgend einer Verbindung steht, über die Art dieser Verbindung werden aber nur auf Grund einer umfassenden Untersuchung der Gesammtheit centraler Functionen Vermuthungen möglich sein. Die hierauf bezüglichen Fragen sollen darum erst im nächsten Capitel erörtert werden.

Gegenüber den in dem verschlungenen Verlauf der Leitungswege und in den ungemein complexen Verhältnissen der centralen Functionen begründeten Schwierigkeiten der Beurtheilung fällt nun um so mehr die verhältnissmäßige Mangelhaftigkeit und Rohheit aller, auch der sorgfältigsten experimentellen Methoden ins Gewicht. Bei den Reizungsversuchen ist es niemals möglich, den Reiz local so zu beschränken, wie es für die Ermittelung der Leitungsbeziehungen distincter Rindengebiete wünschenswerth wäre. Dazu kommen die früher berührten eigenthümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der centralen Substanz, die negative Erfolge beinahe zu Schlüssen unverwerthbar machen. Aus diesem Grunde hat man mehr und mehr den Ausfallsversuchen einen überwiegenden Werth beizumessen begonnen. Aber auch hier bietet sowohl die Ausführung der Versuche wie ihre Beurtheilung Schwierigkeiten. Unmittelbar nach der Operation ist die Einwirkung auf das ganze Centralorgan meist eine so gewaltige, dass die Symptome keinen sicheren Anhalt geben, da sie möglicherweise von der Functionsstörung weit entfernter Hirnstellen herrühren können. Fast alle Beobachter sind darum allmählich dahin übereingekommen, die Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten und erst die später eintretenden und namentlich die bleibenden Symptome zu verwerthen. Trotzdem bleiben noch mannigfache Fehlerquellen möglich: entweder können, wie GOLTZ[1] hervorhob, Hemmungswirkungen auf das ganze Centralorgan oder auf entfernte Gebiete, namentlich wenn die seit der Operation verstrichene Zeit kurz ist, noch andauern; oder es kann, wenn man eine längere Zeit verstreichen lässt, ein functioneller Ersatz durch andere Rindengebiete, eine stellvertretende Function, wie sie die pathologische Beobachtung am Menschen in zahlreichen Fällen zweifellos macht, stattgefunden haben; oder endlich, es kann im Gegentheil, wie LUCIANI[2] bemerkte, eine durch die Rindenläsion gesetzte secundäre Degeneration tiefer gelegener Hirncentren eingetreten und dadurch der anfangs geringere Ausfall der Functionen verstärkt worden sein. Angesichts dieser Schwierigkeiten, bei denen Fehlerquellen verschiedenster Art und entgegengesetzter Richtung das Resultat trüben können, versteht es sich von selbst, dass einigermaßen sichere Schlüsse überhaupt nur auf eine

[1] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv, Bd. 13, 1876, S. 39.

[2] LUCIANI und SEPPILLI, Die Functionslocalisation auf der Großhirnrinde. Deutsch von FRAENKEL. 1886. S. 57, 153.

große Zahl übereinstimmender Beobachtungen, bei denen alle einflusshabenden Momente sorgfältig berücksichtigt wurden, gezogen werden können. Dass auch dann noch diese Schlüsse oft nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit erreichen, ist unvermeidlich. Insbesondere werden dieselben eine größere Sicherheit in der Regel erst gewinnen, wenn die pathologische Beobachtung am Menschen zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt hat.

b. Motorische und sensorische Rindencentren des Hundegehirns.

Centromotorische Stellen lassen sich mittelst elektrischer oder mechanischer Reizversuche, wie HITZIG und FRITSCH zuerst zeigten, leicht an der Großhirnoberfläche nachweisen. Dabei erleichtern die einfachen Formverhältnisse des Carnivorengehirns (Fig. 61, S. 134) die Wiederauffindung der einmal festgestellten reizbaren Punkte. In Fig. 80 sind am Gehirn des Hundes die Hauptpunkte, für welche die Angaben der verschiedenen Beobachter im allgemeinen übereinstimmen, bezeichnet[1]. Außer diesen an der Oberfläche gelegenen Stellen scheinen auch noch Rindenregionen der nämlichen Gegend, die in der Tiefe der Kreuzfurche verborgen liegen, mechanisch erregbar zu sein; eine genauere Ortsbestimmung derselben ist jedoch wegen dieser verborgenen Lage unmöglich[2]. Die motorischen Stellen nehmen sämmtlich den vorderen Theil des Gehirns zwischen der Riechwindung und der Sylvischen Spalte ein, die Wirkung ihrer Reizung ist bei mäßiger Reizstärke eine gekreuzte; nur bei solchen Bewegungen, bei denen eine regelmäßige functionelle Verbindung beider Körperhälften besteht, wie bei den Kaubewegungen, den Augenbewegungen, pflegt sie

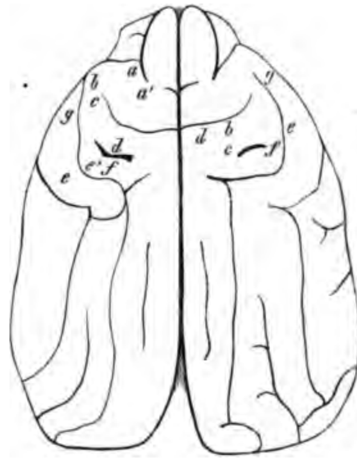


Fig. 80. Centromotorische Stellen an der Oberfläche des Hundegehirns, links theils nach FRITSCH und HITZIG, theils nach eigenen Beobachtungen; rechts sind zur Vergleichung einige der Resultate von FERRIER angegeben. *a* Nackenmuskeln. *a'* Rückenmuskeln. *b* Strecker und Adductoren des Vorderbeins. *c* Beuger und Pronatoren des Vorderbeins. *d* Muskeln der Hinterextremität. *e* Facialis. *e'* obere Facialisregion. *f* Augenmuskeln. *g* Kaumuskeln.

---

[1] FRITSCH und HITZIG, Archiv f. Anatomie und Physiologie 1870, S. 300 ff. HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn. 1874, S. 42 ff. FERRIER, The functions of the brain[2]. 1886. Nach der 1. Aufl. übersetzt von OBERSTEINER. 1879, S. 159 ff.

[2] LUCIANI, Arch. ital. de biologie, vol. 9, p. 268.

bilateral einzutreten. Ebenso zeigt sich bei stärkerer Reizung in der Regel eine Wirkung auf die Muskeln der gleichen Körperseite. Die Ausdehnung der reizbaren Stellen überschreitet selten einige Millimeter, und die Erregung der zwischen ihnen gelegenen Punkte ist bei schwachen Reizen von keinerlei sichtbaren Effecten begleitet. Bei stärkerer Reizung oder bei häufiger Wiederholung derselben treten allerdings auch von solchen ursprünglich indifferenten Stellen aus Zuckungen ein; es ist aber möglich, dass derartige Effecte theils von Stromesschleifen (bei elektrischer Reizung), theils von einer durch die vorangegangene Reizung entstandenen Steigerung der Erregbarkeit herrühren. Bei wiederholter Reizung gibt sich diese letztere nicht selten daran zu erkennen, dass sich die Erregung über weitere motorische Gebiete verbreitet, so dass schließlich allgemeine Krämpfe, Erscheinungen sogenannter Rindenepilepsie, entstehen können[1]. Von den durch elektrische Reizung der Stabkranzfasern ausgelösten Zuckungen unterscheiden sich übrigens die durch Rindenreizung entstehenden stets auch durch jene beträchtlich längere Dauer der Latenz, wie sie der überall zu beobachtenden Verzögerung der Reizungsvorgänge in den centralen Elementen entspricht[2].

Von den Ergebnissen der Reizungsversuche unterscheiden sich nun die Ausfallserscheinungen, die man nach Exstirpation beschränkter Theile der Hirnrinde des Hundes beobachtet, in doppelter Beziehung. Erstens zeigen sie, dass die Entfernung eines reizbaren Feldes in der Regel auch Bewegungsstörungen in andern Muskelgruppen zur Folge hat, die durch Reizung des Feldes nicht erregt worden waren. So erzeugt z. B. Exstirpation des Feldes *d* in Fig. 80 mit der Lähmung des Hinterbeins zumeist paralytische Erscheinungen am Vorderbein, und umgekehrt Exstirpation des Feldes *c* theilweise Paralyse des Hinterbeins; Zerstörung der Nacken- und Rumpfcentren *a a'* versetzt die beiden Extremitäten in Mitleidenschaft, u. s. w. Doch ist dabei immerhin die Paralyse der reizbaren Stelle eine vollständigere, als die der mitergriffenen. Zweitens kann eine Exstirpation solcher Rindenstellen, die Reizen gegenüber unwirksam sind, ebenfalls Lähmungserscheinungen hervorbringen, und zwar gilt dies nicht bloß von Rindenstellen, die unmittelbar zwischen den reizbaren in der erregbaren Zone liegen, sondern auch von solchen entfernterer Lage. Auf diese Weise zeigt sich der ganze vordere Theil des Scheitellappens und sogar noch der obere Theil der Schläferegion beim Hunde centromotorisch wirksam. Nur die Occipital- und der untere größere Theil der Temporalgegend lassen sich entfernen, ohne dass motorische

[1] FRANCK, Les centres motrices du cerveau. 1887.
[2] FRANCK et PITRES, Arch. de physiol. 1885, p. 7, 149. BUBNOFF und HEIDENHAIN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 26, S. 137.

Ausfallserscheinungen auftreten. Die Fig. 81 veranschaulicht diese Verhältnisse am Gehirn des Hundes. Das centromotorische Ausfallsgebiet ist dunkel punktirt; durch die Größe und Dichtigkeit der Punkte wird die Intensität der nach der Exstirpation der betreffenden Zone stets gekreuzt auftretenden Ausfallserscheinungen angedeutet[1]. Die Art und Weise dieser Störungen, namentlich die Regelmäßigkeit, mit der bei Exstirpation bestimmter Stellen bestimmte Muskelgruppen ergriffen werden, macht es nicht wahrscheinlich, dass es sich bei den Erfolgen an nicht-reizbaren Regionen etwa um vorübergehende hemmende Wirkungen handelt, die sich als bloße Operationswirkungen von der zerstörten auf andere unversehrt gebliebene Stellen fortpflanzen. Dieser Unterschied zwischen den Reizungs- und den Ausfallserscheinungen dürfte daher darauf hinweisen, dass die erregbaren Zonen mit den peripheren Leitungsbahnen in einer näheren Verbindung stehen als die übrigen, deren centromotorischer Einfluss erst durch die Functionshemmung, die ihre Entfernung herbeiführt, nachgewiesen werden kann. Uebrigens ist es für die Beurtheilung dieser centromotorischen Ausfallserscheinungen beachtenswerth, dass sie keineswegs in vollständigen Muskellähmungen bestehen; sondern im allgemeinen erscheint nur die willkürliche Bewegung gehemmt, während sich die betreffenden Muskeln auf Reizung geeigneter Hautstellen noch reflectorisch verkürzen und bei der Bewegung anderer Muskelgruppen in Mitbewegung gerathen können. Alle Ausfallssymptome sind ferner, so lange nicht beträchtliche Theile der Rindenoberfläche beider Hemisphären hinweggenommen sind, nicht dauernd; nach Tagen oder Monaten pflegt sich ein vollkommen normales Verhalten der Thiere wieder herzustellen, und dies geschieht um so schneller, einen je geringeren Umfang das verloren gegangene Rindengebiet besitzt[2].

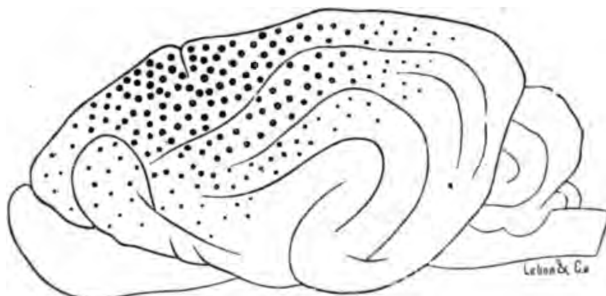


Fig. 81. Centromotorisches Gebiet auf der Großhirnoberfläche des Hundes. Nach LUCIANI.

Da die Nachweisung der centrosensorischen Stellen, wie oben

[1] LUCIANI und SEPPILLI, Die Functionslocalisation auf der Großhirnrinde, S. 289 ff. HITZIG, Berliner klinische Wochenschrift, 1886, S. 663.

[2] Vgl. hierüber besonders GOLTZ, Ueber die Verrichtungen des Großhirns. 1881, S. 36, 119 ff.

bemerkt, mit zureichender Sicherheit nur mit Hülfe der Ausfallserscheinungen möglich ist, so hat hier schon wegen dieser Beschränkung der Methode, vor allem aber in Anbetracht der misslicheren Beurtheilung von Empfindungssymptomen die Untersuchung mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. In doppelter Beziehung scheinen nun aber die durch Exstirpationen an der Hirnrinde des Hundes hervorgerufenen Empfindungsstörungen den vorhin besprochenen motorischen Lähmungen zu gleichen. Erstens sind die den einzelnen Sinnesgebieten zugeordneten Rindenregionen offenbar nicht scharf umschrieben, sondern sie umfassen stets größere Hirntheile und scheinen sogar in einander überzugreifen. Zweitens bestehen auch hier die Störungen niemals in einer dauernden Aufhebung der Empfindung, sondern, wenn der entstandene Verlust einen geringeren Umfang hat, so können sie sich vollständig ausgleichen; trifft er einen größeren Theil der Rinde, so bleiben zwar dauernde Störungen bestehen, diese äußern sich aber vielmehr in einer unrichtigen Auffassung der Sinneseindrücke, als in einer absoluten Unempfindlichkeit für dieselben. So weichen Hunde nach völliger Zerstörung des Sehcentrums noch Hindernissen aus, und nach Beseitigung des Hörcentrums reagiren sie auf plötzliche Schalleindrücke, aber sie vermögen nicht mehr bekannte Objecte oder zugerufene Worte zu erkennen. Sie halten z. B. ein in den Weg gelegtes weißes Papier für ein Hinderniss, das sie umgehen, oder sie verwechseln Korkstücke mit Fleischstücken, mit denen man jene untermengt hat[1]. Alle diese Erscheinungen weisen darauf hin, dass die Functionen der Wahrnehmung in solchen Fällen aufgehoben oder gestört sind, dass aber die Entfernung der centrosensorischen Gebiete keineswegs irgendwie der Ausrottung der peripheren Sinnesorgane äquivalent ist. In einer Beziehung weichen außerdem die Endigungen der sensorischen von denen der motorischen Leitungsbahnen ab: während die Bewegungsstörungen auf eine totale Kreuzung der Bewegungsnerven hinweisen, sind, wenigstens bei den Specialsinnen, die Störungen doppelseitige, was auf partielle Kreuzungen im Gesammtverlauf der Nervenbahnen schließen lässt.

Die Figg. 82, 83 und 84 stellen hiernach die ungefähre Ausdehnung der Seh-, Hör- und Riechgebiete beim Hunde dar. Die Dichtigkeit der Punkte deutet wieder die Intensität der der Ausrottung der betreffenden Stelle folgenden Störungen an, wobei die schwarzen Punkte den gekreuzten, die hellen den ungekreuzten Ausfallserscheinungen entsprechen. Hiernach nimmt die Sehsphäre wesentlich den Hinterhauptslappen ein, schwächere

[1] Goltz, Pflügers Archiv, Bd. 26, S. 170 ff., Bd. 34, S. 487 ff. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 50 ff.

Störungen treten aber auch von einem Theil des Scheitellappens und wahrscheinlich vom Ammonshorn aus ein; der Schläfelappen dagegen ist davon fast ganz frei. Die Hörsphäre hat in diesem letzteren ihr Centrum, von dem aus sie sich zum Theil über den Scheitellappen sowie die Bogenwindung und das Ammonshorn zu erstrecken scheint. Endlich die Riechsphäre breitet sich um die Riechwindung als ihr Hauptcentrum aus. Neben ihr scheinen namentlich Hakenwindung und Ammonshorn betheiligt zu sein, indess nur geringe Antheile auf die Scheitelregion kommen. Während in der Seh- und Hörsphäre jedenfalls die gekreuzten Fasern überwiegen, scheinen im Olfactoriusgebiet die ungekreuzten die Mehrzahl zu bilden. Die **Geschmackssphäre** ist nicht mit Sicherheit nachzuweisen: wahrscheinlich liegt sie an den einander zugekehrten Flächen der Medianspalte im vorderen Theil des Scheitellappens[1]. Dagegen nimmt

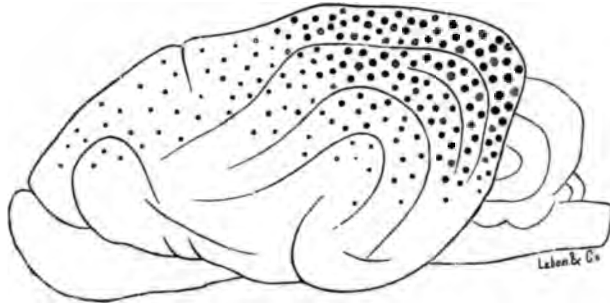


Fig. 82. Sehcentrum des Hundes. Nach LUCIANI.

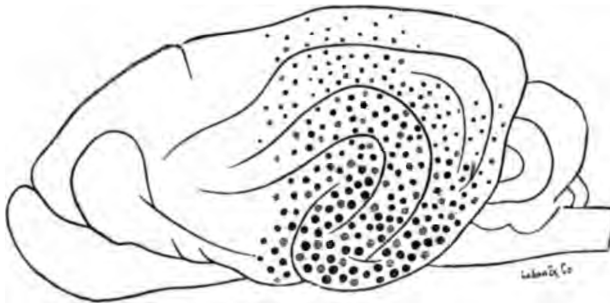


Fig. 83. Hörcentrum des Hundes. Nach LUCIANI.

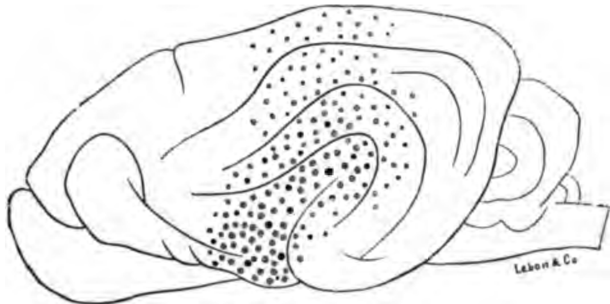


Fig. 84. Riechcentrum des Hundes. Nach LUCIANI.

[1] SCHTSCHERBACK, Physiol. Centralbl. Bd. 5, 1891, S. 289 ff.

das Gebiet, dessen Zerstörung den Tastsinn und die Bewegungsempfindungen alterirt, die sich beide bei diesen Symptomen nicht von einander trennen lassen, einen weiten Raum auf der convexen Oberfläche des Gehirns ein. Es hat am Gehirn des Hundes seinen Mittelpunkt in der vorderen Scheitelregion und erstreckt sich von da über den ganzen Stirntheil und nach hinten und unten bis an die Grenze des Occipital- und des Schläfelappens. Das centrosensorische Gebiet des Tastsinns hat also genau die nämliche Ausdehnung, wie das centromotorische der gesammten Körpermuskulatur, kann daher durch das schon benutzte Schema der Fig. 81 ebenfalls dargestellt werden. Diese Coincidenz lässt es möglich erscheinen, dass in Bezug auf die einzelnen Körperregionen für die Empfindungen eine ähnliche Vertheilung in übereinandergreifenden kleineren Centren stattfinden werde, wie für die Bewegungen. Uebrigens gleichen die nach Abtragung der Tastsphäre entstehenden Ausfallserscheinungen durchaus den bei den Specialsinnen geschilderten darin, dass immer nur die Störung der Wahrnehmung, niemals die im Anfang zuweilen vorhandene Empfindungslähmung einen dauernden Charakter besitzt.

c. Motorische und sensorische Rindencentren des Affen.

Die Auffindung der Rindencentren am Gehirn des Affen bietet wegen der großen Aehnlichkeit desselben mit dem menschlichen Gehirn (vgl. Fig. 64, S. 140) ein besonderes Interesse dar. Schon bald nach der ersten Auffindung der centromotorischen Punkte am Hundegehirn haben daher HITZIG[1] und FERRIER[2] auch am Affengehirn die entsprechenden Punkte aufgesucht. Sie fanden, dass, übereinstimmend mit dem Verlauf der Pyramidenbahnen, die reizbaren Centren hauptsächlich im Bereich der beiden Centralwindungen liegen, von denen aus sie sich noch auf den oberen Theil der hinteren und mittleren Stirnwindung erstrecken. In weiteren Untersuchungen wurden dann von HORSLEY und SCHÄFER[3], sowie von HORSLEY und BEEVOR[4] jene Punkte genauer bestimmt. In Fig. 85 sind die von HORSLEY und BEEVOR an einer Meerkatze (Macacus) gewonnenen Ergebnisse dargestellt. Sie zeigen im allgemeinen, dass die Rindencentren für den Rumpf und die Hinterextremitäten am meisten nach oben, die für die Vorderextremitäten etwas nach abwärts von ihnen, und endlich die für die Angesichts-, Kehlkopf- und Augenmuskeln nach unten gegen die Sylvische Spalte hin liegen, während die Centren für die Bewegungen des Kopfes und der Augen von den das centromoto-

[1] HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn, S. 126 ff.
[2] FERRIER, Die Functionen des Gehirns, S. 152 ff.
[3] SCHÄFER, Beiträge zur Physiologie, C. LUDWIG gewidmet. 1887, S. 269 ff.
[4] HORSLEY and BEEVOR, Phil. Transact. 1890. Vol. 179, p. 205; Vol. 181, p. 129.

rische Gebiet hauptsächlich umfassenden beiden Centralwindungen am weitesten nach vorn in die Region des Stirnhirns gerückt sind. Auch bei diesen Beobachtungen ergab sich, wie schon bei den entsprechenden Versuchen am Hunde, dass schwache elektrische Reizung nur local beschränkte Muskelbewegungen auf der entgegengesetzten Körperseite bewirkte, wogegen bei etwas stärkerer Reizung Bewegungen auch auf der gleichen Körperseite, sowie namentlich Mitbewegungen weiterer in synergischer Thätigkeit geübter Muskelgruppen auf der gegenüberliegenden Seite eintraten. So verbanden sich z. B. bei Reizung des Rindengebiets für die Schulter leicht mit den Bewegungen dieser auch solche der Arm- und

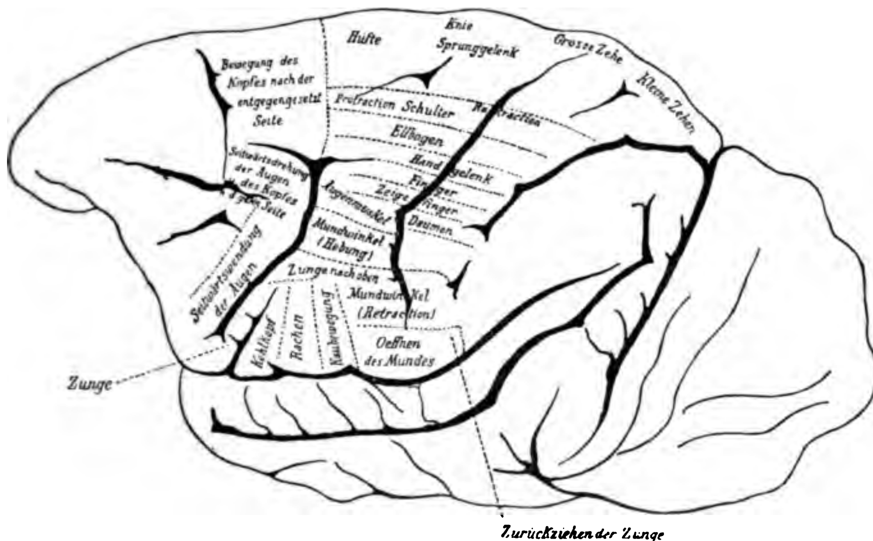


Fig. 85. Die centromotorischen Rindenfelder am Gehirn eines Affen (Macacus sinicus), nach HORSLEY und BEEVOR.

Fingermuskeln, oder umgekehrt bei Reizung der Fingercentren mit den Bewegungen der Finger solche von Vorder- und Oberarm u. s. w. An dem dem menschlichen Gehirn in seiner Ausbildung noch näher stehenden Gehirn des Orang-Utang fanden HORSLEY und BEEVOR die Lage der centromotorischen Punkte durchaus mit der des Macacus übereinstimmend. Nur zeigten sie sich deutlicher durch kleine unerregbare Bezirke von einander gesondert. In allen Fällen waren aber die außerhalb der angegebenen Regionen liegenden Gebiete, also namentlich der vordere Theil des Stirnhirns, der Schläfe- und Occipitallappen, motorisch unerregbar.

Mit diesen Ergebnissen der Reizung stimmen die der Exstirpation einzelner Rindenregionen im wesentlichen überein, abgesehen von der der

Ausfallsmethode anhaftenden größeren Unsicherheit (S. 190). Auch ist es bemerkenswerth, dass bei dem höher organisirten Gehirn des Affen die Ausgleichung der Störungen weniger rasch einzutreten scheint als beim Hunde, so dass hier die Ausfalls- den Reizungssymptomen etwas mehr entsprechen. Immerhin ist nach den Beobachtungen von HORSLEY und SCHÄFER die Lähmung selbst in der ersten Zeit nach der Operation nur dann auf der gekreuzten Seite eine nahezu vollständige, wenn die ganze centromotorische Zone exstirpirt wurde, während beschränktere Zerstörungen immer nur eine Schwäche, keine völlige Aufhebung der Bewegung in den betreffenden Muskeln erkennen lassen.

Weit unsicherer ist wieder wegen der sehr viel schwierigeren Deutung der Symptome die Feststellung der centrosensorischen Gebiete. Auch für das Gehirn des Affen sind daher die Resultate wohl nur, insoweit sie sich auf die gröbere Abgrenzung der einzelnen Sinnesgebiete beziehen, als zureichend gesichert zu betrachten. In dieser Beziehung ergibt sich aus den Versuchen von HERMANN MUNK, mit denen in diesen wesentlichen Punkten auch die anderer Beobachter übereinstimmen, dass die Rindenfläche des Occipitalhirns als Sehcentrum, die des Schläfelappens als Hörcentrum aufzufassen ist, während das Tastgebiet, einschließlich der sämmtlichen Organempfindungen, der Lage nach mit den centromotorischen Regionen der gleichen Körpertheile übereinstimmt, also ebenfalls in das Gebiet der beiden Centralwindungen und der oberen Stirnwindung fällt[1].

Die Frage nach der Natur der Rindenfunktionen ist in der obigen Darstellung zunächst nur insoweit berührt worden, als sie mit dem Problem der Endigung der Leitungsbahnen in der Großhirnrinde in Beziehung steht. Jene Frage selbst kann erst im folgenden Capitel, bei der Besprechung der gesammten centralen Functionen, zur Erörterung kommen. Auch in dieser Beschränkung sind jedoch die physiologischen Versuche über die Endigungen der Bahnen ein noch immer vielfach umstrittenes Gebiet, wenn gleich nicht zu verkennen ist, dass die zwischen der Hypothese der scharf umschriebenen Localisation und der Leugnung jeder localen Scheidung mitte innen liegenden Vorstellungen, wie sie im allgemeinen im Vorangegangenen ihren Ausdruck fanden, allmählich das Uebergewicht erlangt haben. Es mag sein, dass schließlich die einzelnen motorischen Gebiete etwas enger oder etwas umfassender anzusetzen sind, die Grundvoraussetzung, dass die Functionsherde um bestimmte enger umschriebene Centren sich ausbreiten, und dass sie zugleich vielfach in einander eingreifen, hat sich mehr und mehr bei den unbefangenen Beobachtern als die wahrscheinlichste herausgestellt. Mit besonderer Energie hat GOLTZ der Annahme scharf umschriebener Localisationen widersprochen. Seine Arbeiten[2]

[1] H. MUNK. Ueber die Functionen der Großhirnrinde[2]. 1890. Berichte der Berliner Akademie, 1892, S. 679. 1893, S. 759. 1895, S. 564. 1896, S. 1131. 1899, S. 936.

[2] Ueber die Verrichtungen des Großhirns. Abh. I—VII. PFLÜGERS Archiv 1876—92.

haben das Verdienst, dass sie sowohl durch ihren eigenen Inhalt wie durch die anderweitigen Prüfungen, die sie herausforderten, zur Klärung der Anschauungen vieles beitrugen. Die Resultate, zu denen GOLTZ in seinen späteren Arbeiten gelangt ist, stehen aber mit den Ergebnissen der meisten andern Beobachter nicht mehr in wesentlichem Widerspruch, und eine gewisse Ungleichheit der centralen Vertretungen, die in ihren allgemeinen Zügen der oben dargelegten gleicht, nimmt nun auch GOLTZ an. (Vgl. unten Cap. VI.)

Beträchtlicher sind die Meinungsunterschiede, die über die functionelle Bedeutung der einzelnen Theile der sogenannten Sinnessphären bestehen. Hinsichtlich der Lage der centrosensorischen Stellen vertritt nämlich MUNK auf Grund zahlreicher Versuche an Hunden und Affen die Auffassung, dass von solchen Rindengebieten, in denen die Sinnesnervenfasern direct endigen, andere zu unterscheiden seien, in denen die Empfindungen zu Wahrnehmungen erhoben werden. Die durch die Vernichtung der ersteren gesetzten Erscheinungen belegt er bei den zwei höheren Sinnen mit den Namen der Rindenblindheit und Rindentaubheit; die Störungen, die der Exstirpation der Centren zweiter Art folgen sollen, mit denen der Seelenblindheit und Seelentaubheit. Bei Hunden umfasst nach MUNK der nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene, von den Scheitelbeinen bedeckte Abschnitt des Gehirns, bei Affen die gesammte Oberfläche des Occipitallappens das Sehcentrum (*A* Fig. 86 und 87). Dieses Sehcentrum soll dann wieder in einen central gelegenen Theil (*A'* Fig. 86) und in einen diesen von allen Seiten umgebenden peripheren Theil (*A*) zerfallen. Der erstere soll einerseits der Stelle des deutlichsten Sehens im gegenüberliegenden Auge entsprechen, anderseits aber auch die Elemente enthalten, in denen Erinnerungsbilder deponirt werden. Seine Zerstörung bewirke daher gleichzeitig Verlust des deutlichen Sehens und der richtigen Auffassung der Empfindungen. Der peripher gelegene Theil *A* dagegen habe nur die Bedeutung eines Retinacentrums, und zwar soll jeder Punkt correspondirenden Punkten beider Netzhäute zugeordnet sein, wobei eine Hirnhälfte den gleichseitigen Retinahälften der zwei Augen entspreche. Exstirpirt man daher einen Occipitallappen, so wird das Thier hemianopisch: es ist blind für alle die Bilder, welche auf die gleichseitige Retinahälfte fallen. Bei Hunden ist außerdem die Zuordnung eine solche, dass der centralen Sehfläche jeder Gehirnhälfte der kleinere laterale Abschnitt der gleichseitigen und der größere mediale Abschnitt der ungleichseitigen Retina entspricht: die Exstirpation der rechten centralen Sehfläche bewirke also hier Erblindung des äußersten Randes der rechten Netzhaut und der ganzen linken Netzhaut mit Ausnahme des äußersten Randes derselben. Diese Vertheilung gleicht, wie man sieht, derjenigen, die bereits im Mittelhirn in Folge der im Chiasma eingetretenen partiellen Kreuzungen nachzuweisen ist[1]. Auch durch locale elektrische Reizung fand MUNK diese Ergebnisse der Exstirpationsversuche bestätigt, indem solche Reizungen regelmäßig Augenbewegungen veranlassen, die von ihm als durch Lichtempfindungen erzeugte Fixationsbewegungen gedeutet werden. So bewirkt Reizung des hintern Theils der Sehsphäre Aufwärtsbewegung, solche des vordern Theils Abwärtsbewegung des Auges, während bei der Reizung der Mitte *A'* das Auge in Ruhe bleibt oder nur ganz geringe Convergenzbewegungen ausführt. Demnach scheint sich die Reizung des hinteren Sehsphärengebiets

[1] Vgl. S. 185.

ebenso wie die des unteren Retinaabschnitts, die des vorderen wie die des oberen, die der Mitte *A'* aber wie die der Fovea centralis zu verhalten, da jede im indirecten Sehen erfolgende Lichterregung eine Bewegung erzeugt,

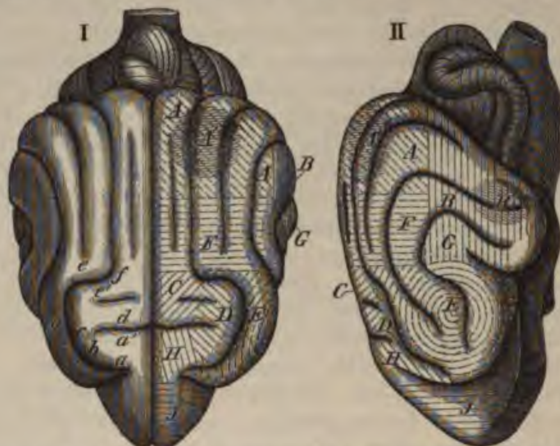


Fig. 86. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Hundegehirns, nach MUNK. I Ansicht von oben. II Seitenansicht der linken Hirnhälfte. *A* Sehsphäre. *A'* centrale Region derselben. *B* Hörsphäre. *B'* Region für die Perception articulirter Laute. *C—J* Tastsphäre. *C* Vorderbeinregion. *D* Hinterbeinregion. *E* Kopfregion. *F* Augenregion. *G* Ohrregion. *H* Nackenregion. *J* Rumpfregion. *a—g* motorisch erregbare Stellen (siehe die Erklärung zu Fig. 80.)

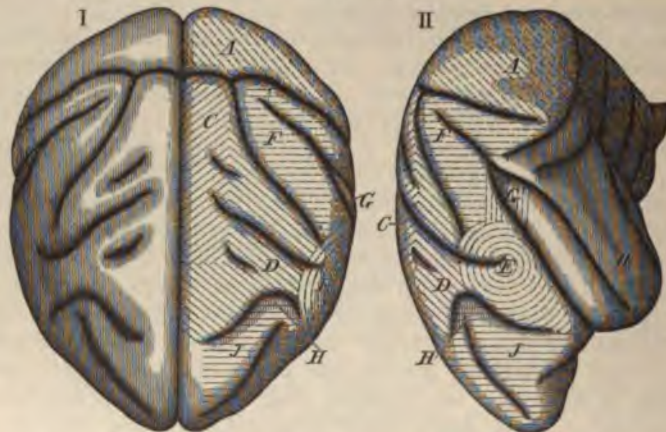


Fig. 87. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Affengehirns. Die Bedeutung der Bezeichnungen ist dieselbe wie in Fig. 86.

durch die ein entsprechend gelegener äußerer Lichtreiz auf das Retinacentrum übergeführt wird[1]. Aehnliche Augenbewegungen konnte E. A. SCHÄFER auch bei Reizung eines bestimmten Punktes der Tastsphäre der Großhirnrinde

[1] Ueber die Beziehungen der Augenbewegungen zu den Netzhautempfindungen vgl. Cap. XIII, 2.

beobachten. Ebenso sah BAGINSKY bei Reizung der Hörsphäre des Hundes Bewegungen der Ohrmuschel und zuweilen Augenbewegungen eintreten[1]. Den Charakter dieser nach Reizung centraler Sinnesflächen entstehenden Bewegungen kann man in zweifacher Weise deuten: entweder sieht man in ihnen Reflexe, die in den motorischen Nervenkernen oder in den Mittelhirncentren ausgelöst werden, oder man betrachtet sie als Reizbewegungen, die in den der Leitung der Willensbewegungen entsprechenden Bahnen verlaufen. Für die letztere Ansicht spricht wohl der Umstand, dass für die Reflexübertragung in den Mittelhirncentren besondere Organe existiren, die nach der Ausschaltung der Hirnrinde noch vollkommen ungestört functioniren. An das Sehcentrum grenzen außen und unten die Centralapparate des Gehörssinnes an. Das Gebiet, dessen Exstirpation nach MUNK beim Hunde Aufhebung der Gehörsempfindungen verursachen soll, liegt am lateralen Rande des Scheitellappens und im ganzen Schläfelappen, beim Affen nimmt es nur den letzteren, der bei den Primaten stärker entwickelt ist, ein (*B*). Die Zerstörung einer in der Mitte dieses Gebiets liegenden begrenzten Sphäre *B'* (Fig. 86, II) soll bei Erhaltung der umgebenden Theile nur die Wahrnehmung articulirter Laute aufheben, sogenannte Seelentaubheit verursachen, wogegen völlige Taubheit nach der Entfernung der ganzen Region *B* eintrete. Bei den Centren des Tastsinnes nimmt MUNK ebenfalls eine Scheidung der verschiedenen Functionsgebiete an. So verlegt er die Tast- und Bewegungsempfindungen des Auges in eine Region, welche die Gesichtssphäre unmittelbar nach vorn begrenzt (*F*); ähnlich ist nach ihm das Lageverhältniss des Hautcentrums der Ohrregion zu der centralen Gehörsfläche. Nach vorn folgen dann nach einander die übrigen Centralgebiete des allgemeinen Tastsinnes: die Vorderbein-, Hinterbein- und Kopfregion (*C*, *D*, *E*), endlich die Nacken- und Rumpfregion (*H*, *J*). Diese Regionen fallen, übereinstimmend mit den Befunden anderer Beobachter, mit denjenigen Stellen zusammen, die wir oben als centromotorische für die nämlichen Körpertheile kennen lernten. Um dies zu veranschaulichen, wurden auf die rechte Hälfte des in der oberen Ansicht abgebildeten Hundegehirns in Fig. 86, I die motorischen Stellen aus Fig. 80 (S. 191) übertragen.

Die Angaben MUNKS haben jedoch, namentlich insoweit sie auf eine Unterscheidung directer Sinnescentren und sogenannter »Seelencentren« ausgehen, mehrfachen Widerspruch erfahren. Abgesehen von der Bedenklichkeit der physiologischen und psychologischen Voraussetzungen, die dieser Functionstrennung zu Grunde liegen, widersprechen die sonst ermittelten Thatsachen besonders in zwei Punkten den MUNK'schen Folgerungen. Erstens ist es offenbar nicht richtig, dass die Entfernung irgend eines Rindengebietes totale Erblindung oder absolute Unempfindlichkeit für Schallreize beim Thiere zur Folge hat. Mehrfache Beobachtungen beweisen, dass selbst nach Wegnahme der ganzen Hirnrinde Kaninchen und sogar Hunde noch auf Licht- und Schalleindrücke zweckmäßig reagiren, indem sie in den Weg gestellten Hindernissen ausweichen, zusammengesetzte Ausdrucksbewegungen ausführen u. dergl.[2]. Zweitens entsprechen die nach Rindenzerstörungen zurückbleibenden

[1] E. A. SCHÄFER, Proc. of the Roy. Soc. 1887, p. 408. BAGINSKY, Archiv f. Physiol. 1891, S. 227 ff.

[2] CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns. 1885. S. 31 ff. GOLTZ. PFLÜGERS Archiv Bd. 51, S. 570 ff.

Symptome in allen Fällen der von MUNK so genannten Seelenblindheit; sie sind, wie sich GOLTZ ausdrückt, Symptome von »Hirnschwäche«, niemals aber ist die Entfernung eines Rindengebiets der Zerstörung des peripheren Sinnesorganes oder eines Theiles desselben äquivalent[1]; und nach der Vermuthung LUCIANIS beruhen die von MUNK längere Zeit nach der Operation beobachteten tieferen Sinnesstörungen vielleicht auf einer Fortpflanzung der absteigenden Degeneration in die niedrigeren Centren der Seh- und Vierhügel. Nur die Beziehungen bestimmter Theile der Sehsphäre zu einzelnen Regionen des binocularen Sehfeldes haben sich auch in den Versuchen anderer Beobachter bestätigt gefunden[2], ein Ergebniss, das überdies, wie wir unten sehen werden, mit den beim Menschen nach partiellen Zerstörungen der Sehrinde beobachteten Gesichtsfelddefecten übereinstimmt.

d. Motorische und sensorische Rindencentren beim Menschen.

Die Störungen, die in Folge von Läsionen der Großhirnrinde des Menschen zur Beobachtung kommen, können sowohl in Reizsymptomen wie in Ausfallssymptomen bestehen. Die ersteren, die bald als epileptiforme Zuckungen, bald als hallucinatorische Erregungen auftreten, sind aber für die Frage der Localisation der Functionen schon deshalb in geringerem Maße verwerthbar, weil sie nur selten örtlich beschränkte Erkrankungen der Hirnrinde begleiten. Dagegen sind die Ausfallssymptome von um so größerem Werth, je beschränkter sie auftreten. Doch müssen sie von der im Anfang der Störung selten fehlenden Beeinträchtigung umgebender Theile sowie von den später sich geltend machenden Erscheinungen der Wiederherstellung der Function sorgfältig gesondert werden[3]. Die Beobachtungen, die unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse gesammelt sind, haben nun vor allem hinsichtlich der centromotorischen Stellen der Großhirnrinde des Menschen zu Ergebnissen geführt, die mit den am Gehirn des Affen gefundenen experimentellen Resultaten in hohem Grade übereinstimmen. Dies zeigt ohne weiteres die Vergleichung des in Fig. 88 auf Grund der pathologischen Beobachtungen beim Menschen gegebenen Localisationsschemas mit den in Fig. 85 (S. 197) dargestellten centromotorischen Punkten des Affengehirns. Danach sind auch in der Rinde des menschlichen Gehirns die Stellen, durch deren Läsion motorische Lähmungen herbeigeführt werden, in einem verhältnissmäßig kleinen Gebiet der Großhirnrinde, nämlich in den beiden Centralwindungen, zu denen noch die daran angrenzenden obersten Theile der drei Frontalwindungen hinzukommen, vereinigt, also

---

[1] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv Bd. 34. S. 459, 487 ff. CHRISTIANI a. a. O. S. 138 ff.

[2] FERRIER, Brain 1881, p. 456. 1884, p. 139. LOEB, PFLÜGERS Archiv Bd. 34, S. 88 ff. LUCIANI und SEPPILLI S. 145.

[3] Vgl. über die hier erforderlichen Kriterien NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, Einleitung.

auch hier in dem der Pyramidenbahn entsprechenden Gebiet. Die im obersten Theil der Centralwindungen gelegenen Centren für den Rumpf und die Hinterextremitäten gehen noch auf die in die Medianspalte sich erstreckenden Theile dieser Windungen über[1]. Dagegen bleiben bei Zerstörungen der Rinde des Schläfe- und Hinterhauptslappens, sowie der vorderen Regionen des Stirnlappens die Körperbewegungen vollkommen ungestört. Die Lähmungen erfolgen ferner gekreuzt, und sie bestehen in einer Aufhebung oder Störung des Willenseinflusses auf die Muskeln, zu der sich später dauernde Contracturen in Folge der Wirkung nicht gelähmter Muskeln hinzugesellen können[2]. Aus der Lage der in Fig. 88



Fig. 88. Motorische Rindenfelder auf der Großhirnhemisphäre des Menschen, nach von Monakow.

angegebenen Stellen geht hervor, dass einerseits Lähmungen von Arm und Bein, sowie anderseits Lähmungen von Arm und Antlitz leicht zusammen vorkommen können, dass aber nicht leicht Bein und Antlitz gelähmt sein werden, während der Arm frei bleibt, eine Schlussfolgerung, die durch die pathologische Beobachtung vollkommen bestätigt wird.

Auch über die Lage der hauptsächlichsten sensorischen Centralherde in der Großhirnrinde des Menschen geben die in pathologischen

[1] Nothnagel, Topische Diagnostik. S. 438 ff. H. de Boyer, Etudes cliniques sur les lésions corticales. 1879. Exner, Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Großhirnrinde des Menschen. 1881. von Monakow, Gehirnpathologie. 1897, S. 282 ff.

[2] Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 12 ff. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 549. von Monakow, Gehirnpathologie, S. 376 ff.

Fällen partieller Zerstörung der Rinde beobachteten Ausfallserscheinungen Aufschluss. Hier ist vor allem die Lage der centralen Endigungen der Opticusbahnen, des sogenannten Sehcentrums, mit Sicherheit in der Rinde des Occipitallappens nachgewiesen. Es umfasst die gesammte Innenfläche dieses Lappens und eine schmale angrenzende Zone an der Oberfläche (Fig. 89 u. 90). Zugleich weisen die Erscheinungen darauf hin, dass jede Hirnhälfte der nasalen Hälfte der gegenüberliegenden und der temporalen der gleichseitigen Retina zugeordnet ist, entsprechend den schon oben (S. 185, Fig. 79) erwähnten Kreuzungen der Opticusfasern im Chiasma. Auch stimmen damit Fälle überein, in denen nach vieljähriger

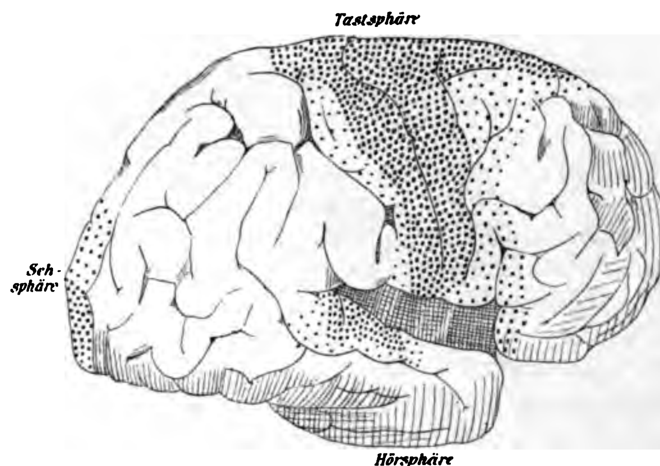


Fig. 89. Sinnessphären an der Oberfläche des menschlichen Gehirns, nach FLECHSIG.

Erblindung des einen Auges partielle Atrophie beider Hälften des Occipitalhirns, sowie andere, in denen nach Zerstörung eines Hinterhauptslappens theilweise Entartung des vorderen Vierhügels und Kniehöckers der entgegengesetzten Seite beobachtet wurde[1]. Der Verlauf der degenerirten Fasern im letzteren Falle spricht, in Uebereinstimmung mit den anatomischen Thatsachen, dafür, dass sämmtliche Opticusfasern die genannten Ganglien des Mittelhirns durchsetzen, ehe sie zu den centralen Sehsphären gelangen[2]. Unterscheiden sich die angeführten Sehstörungen

[1] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 389. LUCIANI und SEPPILLI, a. a. O. S. 167 ff. v. MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 445 ff.

[2] v. MONAKOW, Archiv f. Psychiatrie Bd. 24, S. 229 ff. Vgl. auch den Befund an dem Gehirn der in frühester Lebenszeit erblindeten Taubstummen Laura Bridgman, einem Gehirn, das außerdem durch seine ganze Entwicklung auf umfangreiche Stellvertretungen, namentlich im Gebiet der sensorischen Functionen, schließen lässt (DONALDSON, Americ. Journ. of Psych. Vol. 3, 1890, p. 293. Vol. 4, 1892, p. 503 ff.).

von solchen, die durch periphere Ursachen, z. B. durch Zerstörung einer Netzhaut, verursacht sind, wesentlich darin, dass sie stets binocular auftreten, so bieten sich in andern Fällen bei Läsionen des nämlichen Rindengebiets Symptome, die noch entschiedener die centrale Natur der Störungen verrathen: die Lichtempfindlichkeit kann nämlich in solchen Fällen in allen Punkten des Sehfeldes erhalten sein, während die Unterscheidung der Farben oder die Auffassung der Formen oder die Wahrnehmung der Tiefe gestört ist. Freilich zeigen sich dann zuweilen noch andere Theile des Gehirns, namentlich die Stirn- und Parietallappen, ergriffen, oder es sind sogar die letzteren allein der Sitz des Leidens, während die hinteren

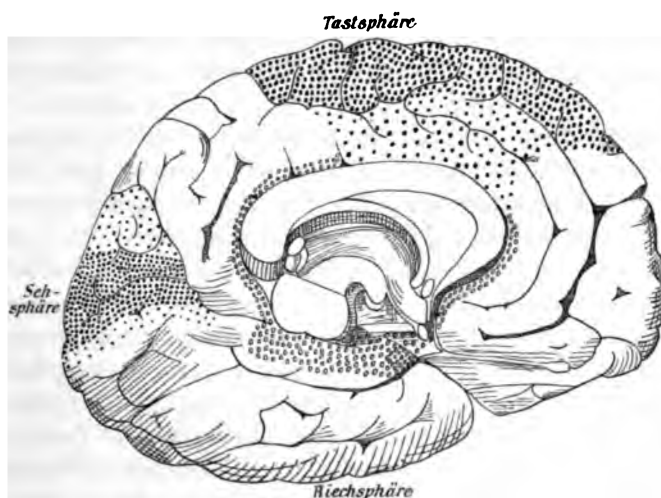


Fig. 90. Sinnessphären auf dem medianen Durchschnitt des menschlichen Gehirns, nach FLECHSIG. Die muthmaßliche Ausbreitung der Riechsphäre ist durch helle kleine Kreise angedeutet.

Partien der Großhirnrinde verhältnissmäßig unversehrt blieben[1]. Hiernach darf man vermuthen, dass es sich hier überhaupt um complicirtere Störungen handelt, an denen mehrere Gehirntheile betheiligt sind. Aehnlich ist jedenfalls die im nächsten Capitel zu erwähnende Wortblindheit zu beurtheilen. Bei allen solchen Erscheinungen ist nicht zu übersehen, dass die Bildung der Gesichtsvorstellungen ein sehr zusammengesetzter Vorgang ist, der außer der Region der directen Endigungen der Opticus-

[1] Vgl. die von FÜRSTNER (Archiv f. Psychiatrie Bd. 8, S. 162. Bd. 9, S. 90) und von REINHARD (ebend. S. 147) beschriebenen Fälle, und v. MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 468 ff.

bahnen ohne Zweifel noch die Mitbetheiligung zahlreicher anderer Rindengebiete voraussetzt[1].

Aehnlich äußern sich pathologische Zerstörungen der Rindengebiete des Hörnerven beim Menschen nicht bloß in der Aufhebung oder Beeinträchtigung der Hörfähigkeit, sondern auch in dem stets damit verbundenen tiefgreifenden Einfluss auf das Sprachvermögen, welches letztere überdies schon dadurch leicht in Mitleidenschaft gezogen werden kann, dass die motorischen und sensorischen Rindengebiete des Gehörsinns einander benachbart sind (vgl. Fig. 88 und Fig. 89, 90). Was aber vor allem in den Fällen einer Affection der muthmaßlichen corticalen Endigungen der Hörnerven die Erscheinungen wesentlich complicirt, ist der Umstand, dass mit den Veränderungen der directen motorischen und sensorischen Endigungen immer auch verknüpfende Bahnen oder Centren gestört zu sein scheinen. Die meisten Störungen des Sprachvermögens, die man nach ihren Symptomen als Aphasie, Worttaubheit, Agraphie, Wortblindheit u. dergl. zu bezeichnen pflegt, sind daher sehr verwickelter Art. Man muss deshalb annehmen, dass neben dem directen Hörcentrum stets noch andere Centralgebiete, die ebenso wie das entsprechende motorische Centrum demselben nahe liegen, betheiligt sind. Wir werden bei der Besprechung der complexen Functionen des Centralorgans (in Cap. VI) auf die wahrscheinlichen Bedingungen dieser Sprachstörungen zurückkommen. Für die Feststellung der Grenzen des directen Hörcentrums entspringt aus diesem Zusammenhang mit andern Centralgebieten, die bei den Functionen des Hörens mitwirken, eine gewisse Unsicherheit. Doch steht wohl fest, dass es hauptsächlich die erste Temporalwindung (T_1 Fig. 88) in ihrem hinteren, das Ende der Sylvischen Spalte begrenzenden Abschnitt ist, in der die Bahn des Acusticus endet (Fig. 89). Diese Region liegt also gerade gegenüber den der letzten Stirnwindung angehörigen motorischen Gebieten, die bei den Sprachbewegungen in Wirksamkeit treten (Fig. 88)[2].

Aus andern Gründen begegnet die Nachweisung der Centren für die Geruchs- und Geschmacksnervenfasern erheblichen Schwierigkeiten. Mittelst der Ausfallserscheinungen lassen sich nämlich in Anbetracht der Unsicherheit der Symptome die Wirkungen von Rindenläsionen beim Menschen, ebenso wie bei Thieren, kaum feststellen. Man ist darum in diesem Fall bis jetzt noch ganz auf die directe anatomische Verfolgung der Leitungsbahnen angewiesen. Sie lässt annehmen, dass die Riechsphäre

[1] Vgl. hierzu das folgende Capitel sowie die Lehre von den Gesichtsvorstellungen Cap. XIII.

[2] WERNICKE, Der aphasische Symptomencomplex. 1874. KAHLER und PICK, Beiträge zur Pathologie und pathol. Anatomie des Centralnervensystems. 1879, S. 24 u. 182. LUCIANI und SEPPILLI a. a. O. S. 217 ff. v. MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 506 ff.

den in Fig. 90 durch die kleinen hellen Ringe gekennzeichneten Raum einnimmt, sich also einerseits über einen schmalen Streifen am hinteren Rand des Stirnlappens und über den Gyrus fornicatus, anderseits über den dem hinteren Ende des letzteren benachbarten oberen und inneren Rand des Schläfelappens erstreckt. In Anbetracht der weit größeren Mächtigkeit, die diese Theile, namentlich der Gyrus fornicatus, bei vielen Thiergehirnen, z. B. bei den Carnivoren (Fig. 63, S. 139) besitzen, stimmt dieses Verbreitungsgebiet zugleich mit der relativ geringen Entwicklung des menschlichen Geruchssinns überein. Die Geschmacksregion vermuthet man irgendwo in der Nähe dieses Riechcentrums. Doch ist ein sicherer Nachweis derselben bis jetzt weder auf anatomischem noch auf functionellem Wege gelungen[1].

Günstiger verhält es sich wieder mit den für die Empfindungen des allgemeinen Sinnes, namentlich also die Tast- und Gemeinempfindungen, verauszusetzenden Centralgebieten. Hier sprechen zahlreiche Beobachtungen dafür, dass, in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen an operirten Thieren, die centrosensorischen Regionen des Tastsinns mit den centromotorischen der nämlichen Körpertheile in ihrer Lage übereinstimmen. Störungen des Tast- und Muskelsinnes beobachtet man nämlich nach Verletzungen der hinteren Partie der drei Stirnwindungen, der beiden Centralwindungen, des Paracentralläppchens und der beiden oberen Scheitelbogenwindungen, also in dem ganzen in Fig. 89 und 90 bezeichneten Gebiet. Etwas unsicherer ist die Localisation nach den einzelnen Körpertheilen sowie die Scheidung der Tast- und der Gemeinempfindungen. In ersterer Hinsicht kann nur als möglich hingestellt werden, dass trotz der allgemeinen Deckung der sensorischen und motorischen Gebiete doch beiderlei Centren nicht völlig identisch sind, sondern bloß anatomisch und functionell nahe zusammenhängen. Auf eine centrale Trennung der inneren von den äußeren Tastempfindungen scheinen ferner einzelne Beobachtungen hinzuweisen. Es kommen nämlich Fälle vor, in denen die Empfindung der Bewegung aufgehoben ist, während die Hautempfindungen sowie die motorische Innervation erhalten blieben. Wie es scheint, sind es besonders Affectionen der ersten und zweiten Scheitelwindung, bei denen solche isolirte Störungen der Gelenk- und Muskelempfindungen vorkommen[2]. Nach allem diesem sind die Resultate über die Localisationen des allgemeinen Sinnes im einzelnen noch vielfach unsicher, und es sind daher namentlich

[1] FLECHSIG, Gehirn und Seele[2], 1896, S. 61. Die Localisation der geistigen Vorgänge, 1896, S. 34.

[2] EXNER a. a. O. S. 63 ff. LUCIANI und SEPPILLI a. a. O. S. 321 ff. Bezüglich der Störungen der Bewegungsempfindungen vgl. außerdem NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 465 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 362 ff.

alle Behauptungen über das Verhältniss dieser centrosensorischen zu den centromotorischen Rindengebieten bis jetzt durchaus nur als Hypothesen anzusehen, die nicht auf sicheren Beobachtungen, sondern meist auf irgend welchen psychologischen oder physiologischen Voraussetzungen beruhen.

Vergleicht man schließlich die sämmtlichen Ergebnisse, welche die pathologische Beobachtung über die Beziehungen der Großhirnrinde zu den einzelnen Leitungssystemen geliefert hat, mit den aus den Thierversuchen gewonnenen Resultaten, so lässt sich nicht verkennen, dass in den einigermaßen sichergestellten Thatsachen auf beiden Wegen ein hoher Grad von Uebereinstimmung erzielt ist. So ist für die centromotorischen Gebiete bei Menschen und Thieren eine im allgemeinen übereinstimmende Lage nachgewiesen. Insbesondere beim Menschen und Affen erweisen sich die motorischen Punkte in den Centralwindungen in ähnlicher Reihenfolge angeordnet. Das nämliche gilt in Bezug auf die Localisation der Gesichtserregungen in den Occipitallappen. Dagegen führt bei dem Acusticusgebiet die Entwicklung der mit der Sprache zusammenhängenden Rindenregion, der bei den meisten Thieren die massigere Ausbildung der Riechcentren gegenübersteht, offenbar bedeutendere Unterschiede in der Bildung der vorderen Großhirnregionen und damit zugleich Verschiebungen der Gebiete mit sich. So ist nach den Beobachtungen von FERRIER, MUNK und LUCIANI das Hörcentrum des Hundes in Folge der Entwicklung der Riechwindung relativ weit nach rückwärts, in den hintern Theil des Schläfelappens, gerückt. Hiervon abgesehen erscheint aber auch hier die Lage im wesentlichen als eine analoge. Das nämliche gilt endlich in noch höherem Grade für die Rindengebiete der Tast- und Gemeinempfindungen, die überall eine mit den zugehörigen centromotorischen Regionen zusammenfallende oder mit ihnen interferirende Localisation erkennen lassen. Dieser allgemeinen Uebereinstimmung steht schließlich als der einzige, ziemlich durchgreifende Unterschied der gegenüber, dass die nach Rindenläsionen eintretenden Functionsstörungen in der Regel beim Menschen schwerer sind als bei den Thieren. Doch hat auch dieser Unterschied nur eine relative Bedeutung, da er in ähnlicher Weise schon zwischen verschiedenen Thieren vorkommt, so z. B. zwischen dem Hund und dem Kaninchen oder noch mehr zwischen dem Affen und dem Hunde. Die hierher gehörigen Erscheinungen scheinen also lediglich der allgemeinen Thatsache zu entsprechen, dass die subcorticalen Centren einen um so selbständigeren Functionswerth besitzen, je niedriger organisirt ein Gehirn ist[1]. Bei allem dem bleibt aber der Charakter der

[1] Vgl. hierüber unten Cap. VI, Nr. 5 u. 6.

durch local begrenzte Rindenläsionen gesetzten Störungen bei Mensch und Thier insofern wiederum ein übereinstimmender, als dieselben niemals in einer **absoluten** Aufhebung der Functionen bestehen, dass sie also der Unterbrechung einer peripheren Leitungsbahn keineswegs äquivalent sind. Am nächsten kommen einem solchen Erfolg noch die Lähmungen nach Zerstörung der centromotorischen Zonen. Doch auch sie unterscheiden sich wesentlich durch die verhältnissmäßig rasche Restitutionsfähigkeit der Function.

Von den sämmtlichen oben erwähnten Rindengebieten, die beim Menschen hauptsächlich auf Grund pathologischer Beobachtungen als Endigungen motorischer und sensorischer Leitungsbahnen gelten können, sind das in Fig. 88 dargestellte motorische Gebiet sowie die Sehnervenendigung in der Occipitalrinde die am frühesten und bis jetzt auch am sichersten abgegrenzten sogenannten »Rindencentren«. Viel misslicher steht es aus den oben angedeuteten Gründen mit dem Acusticusgebiet, obgleich gerade hier schon seit langer Zeit die mit demselben nahe zusammenhängenden Sprachstörungen beobachtet sind[1]. Als zureichend festgestellt kann endlich noch die Zuordnung der Centralwindungen und der ihnen benachbarten, in Fig. 89 und 90 umgrenzten Regionen zu den Empfindungen des **allgemeinen Sinnes** (äußere und innere Tast-, Schmerz- und Organempfindungen) betrachtet werden, wie sie zuerst TÜRCK auf Grund der halbseitigen Empfindungslähmungen vermuthete, die er bei Läsionen der betreffenden Stabkranz- und der Hirnschenkelfasern im Bereich der inneren Kapsel des Linsenkerns beobachtete[2]. Schon in diesen Fällen und noch mehr bei der Zerstörung der Centralwindungen selbst werden jedoch die Symptome regelmäßig dadurch complicirt, dass gleichzeitig motorische Lähmungen der entsprechenden Körperregionen eintreten. Im übrigen unterscheiden sich die hemianästhetischen von den entsprechenden hemiplegischen Störungen meist durch ihre irregulärere Beschaffenheit, da sie bald auf gewisse Factoren der allgemeinen Sensibilität, wie Muskel-, Schmerz-, Temperaturempfindungen u. dergl. beschränkt, bald auch mit andern Sensibilitätsstörungen specieller Sinnesgebiete, besonders mit Amblyopie, combinirt sein können[3]. Indem man nun alle jene dem allgemeinen Sinn zugehörigen, theils an das äußere Tastorgan, theils an Gelenke, Muskeln, Sehnen und andere Körperorgane gebundenen Empfindungen unter dem unbestimmten Namen des »Körpergefühls« zusammenfasste, hat man auch jene ganze, in Fig. 89 und 90 angegebene Region nach dem Vorgang von H. MUNK als die »Körperfühlsphäre« bezeichnet. An diese Bezeichnung pflegen dann noch verschiedene psychologische Voraussetzungen geknüpft zu werden, die bei der Interpretation der centromotorischen Symptome, die nach Läsionen dieser Region eintreten, eine bedeutsame Rolle spielen. Nach einer zuerst von SCHIFF[4]

[1] Vgl. unten Cap. VI, 7.

[2] CHARCOT, Vorlesungen über die Localisation der Gehirnkrankheiten, S. 120 ff. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 581 ff.

[3] VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 364 ff.

[4] Archiv f. experim. Pathologie Bd. 3, 1874, S. 171.

ausgesprochenen Hypothese, der sich dann MEYNERT[1], HERMANN MUNK[2] und manche andere Anatomen und Pathologen anschlossen, sollen nämlich die centromotorischen Innervationen unmittelbare Begleiterscheinungen der Vorstellungen der betreffenden Bewegungen sein, sodass das Rindengebiet der »Körperfühlsphäre« als ein Sinnescentrum, analog dem Seh- oder Hörcentrum, zu betrachten sei, während sich die Willenserregung als eine Reflexübertragung abspiele, die möglicher Weise in der Rinde selbst, vielleicht aber auch schon in tieferen Theilen verlaufe. Dabei stützt man sich wesentlich auf die Voraussetzung, dass der »Wille« selbst nichts anderes als eine »Bewegungsvorstellung« sei, und dass also auch die einer Willenshandlung zu Grunde liegende »Rindenfunction« lediglich in einer Erregung jener Vorstellung, also in einem sensorischen Vorgang bestehe. Nun ist die Annahme, dass der »Wille« nur in der Vorstellung einer Bewegung bestehe, natürlich eine rein psychologische Hypothese, die nicht durch anatomische und physiologische Thatsachen, sondern allein durch die psychologische Analyse der Willensvorgänge selbst bewiesen oder widerlegt werden kann. Es wird darum erst an einer späteren Stelle auf die Prüfung dieser Hypothese einzugehen sein. Die physiologische Erforschung der Leitungsbahnen hat es an und für sich nur mit der Frage zu thun, ob die betreffenden Rindengebiete ausschließlich centrosensorische, oder ob sie neben diesen auch centromotorische Symptome darbieten. Wird die Frage so gestellt, wie sie vom physiologischen Standpunkt aus allein gestellt werden kann, so ist nun auf Grund der Beobachtungen nur die oben gegebene Antwort möglich. Natürlich hat man aber deshalb ebensowenig das Recht, von einer »Localisation des Willens« in der Hirnrinde zu reden, wie man etwa die dritte Stirnwindung und ihre Umgebung als den Sitz des »Sprachvermögens« betrachten darf. Niemand wird, weil die Herausnahme einer Schraube ein Uhrwerk zum Stillstande bringt, behaupten, diese Schraube halte die Uhr im Gang. Der Wille in abstracto ist überhaupt kein thatsächlicher Vorgang, sondern ein allgemeiner, aus einer Menge concreter Thatsachen abstrahirter Begriff. Das concrete einzelne Wollen, welches allein in Wirklichkeit existirt, ist aber ein jedesmal aus zahlreichen Empfindungen und Gefühlen zusammengesetzter Vorgang, der darum jedenfalls auch mannigfache physiologische Vorgänge einschließt. Die Annahme, dass eine complexe Function wie die Sprache oder der Wille an einzelne Elemente ausschließlich gebunden sei, ist daher von vornherein im äußersten Grade unwahrscheinlich. Auch folgt eben aus den Beobachtungen nur dies, dass diejenigen Stellen der Hirnrinde, die wir als centromotorische ansprechen, Uebergangsglieder enthalten, die für die Ueberleitung von Willensimpulsen in die motorischen Nervenbahnen unerlässlich sind; und die anatomischen Thatsachen machen es überdies wahrscheinlich, dass jene Stellen die nächsten Uebergangsglieder aus der Hirnrinde in die centralen Leitungsbahnen enthalten[3].

Als eine für die psychogenetischen Beziehungen der verschiedenen Sinnesgebiete bemerkenswerthe Thatsache mag schließlich noch hervorgehoben werden,

---

[1] MEYNERT, Psychiatrie. 1884, S. 145.

[2] Archiv f. Physiol. 1878, S. 171. Ueber die Functionen der Großhirnrinde, S. 44.

[3] Vgl. hierzu WUNDT, Zur Frage der Localisation der Großhirnfunctionen, Philos. Stud. Bd. 6, 1891, S. 1 ff.

dass nach den Untersuchungen von FLECHSIG die zu den einzelnen Rindencentren vom Mittelhirn her ausstrahlenden Fasersysteme zu sehr verschiedener Zeit während der embryonalen und zum Theil noch postembryonalen Entwicklung sich mit Markmasse füllen und, wie man vermuthen darf, erst von da an leitende Functionen übernehmen. Beim Menschen gehören die zu der Tastregion aus den sensorischen Hintersträngen des Rückenmarks aufsteigenden Fasern nebst einigen wenigen, die in die Sehstrahlung eingehen, zu den am frühesten zur Ausbildung gelangenden Stabkranzantheilen. Daran schließen sich in einer etwas späteren Periode Fasern, die theils das vorige System ergänzen, theils aber den Gebieten des Riech- und des Sehcentrums zustreben. Endlich zuletzt, zum Theil erst nach der Geburt, entwickelt sich die Markumhüllung des der Acusticusbahn zugehörigen Fasersystems. Doch scheint in dieser Beziehung kein durchgängiger Parallelismus in der Thierreihe zu bestehen, da nach den Untersuchungen von EDINGER die Riechstrahlung bei den niederen Wirbelthieren sehr frühe schon auftritt, während sie beim Menschen zu den später entwickelten Systemen gehört[1]. Auch gliedert sich beim menschlichen Gehirn jener allgemeine Verlauf wieder in eine große Anzahl einzelner Stadien, deren jedes einem enger begrenzten Fasersystem entspricht. FLECHSIG selbst hat so schließlich nicht weniger als 40 successiv sich ausbildende Faserzüge zu bestimmten Rindenregionen unterschieden, wobei sich im allgemeinen die unten (Nr. 6) zu besprechenden »Associationscentren« als diejenigen herausstellten, deren Leitungsbahnen sich am spätesten ausbildeten[2]. Uebrigens sind diese Angaben mehrfachem Widerspruch begegnet, indem theils die systemweise Markscheidenbildung überhaupt bestritten, theils wenigstens ihre Regelmäßigkeit in Frage gestellt wird[3]. Auch lässt sich nicht verkennen, dass, je zahlreicher die einzelnen nach ihrer Entwicklung chronologisch zu sondernden Rindencentren sind, um so mehr die Wahrscheinlichkeit abnimmt, dass jedem einzelnen von ihnen eine besondere functionelle Bedeutung anzuweisen sei. Immerhin bleibt das allgemeine Resultat bemerkenswerth, dass diejenigen Leitungsbahnen, deren Rindengebiete im menschlichen Gehirn eine besondere Ausbildung erreichen, anscheinend auch individuell am spätesten zur Entwicklung gelangen.

6. Associationssysteme der Großhirnrinde.

Die sämmtlichen Fasern, die im Rückenmark nach oben treten und, durch Zuzüge aus den hinteren Hirnganglien und dem Kleinhirn vermehrt, schließlich in den Stabkranz der Großhirnrinde ausstrahlen, pflegt man mit einem zuerst von MEYNERT gebrauchten Ausdruck als das Projectionssystem der Centralorgane zu bezeichnen. Man will damit andeuten, dass durch dieses System die verschiedenen peripheren Organe

[1] FLECHSIG, Die Localisation der geistigen Vorgänge, S. 13 ff. EDINGER, Vorlesungen[6], S. 161 ff.
[2] FLECHSIG, Neurolog. Centralblatt. 1898, Nr. 21.
[3] Vgl. DÉJERINE, Zeitschr. f. Hypnotismus, Bd. 5. 1897, S. 343. O. VOGT, ebend. S. 347. SIEMERLING, Berliner klin. Wochenschrift. Bd. 35, 1900, S. 1033. Vgl. auch unten S. 216.

in bestimmten Regionen der Großhirnrinde vertreten oder, bildlich gesprochen, auf diese »projicirt« werden. Die Fasermassen des Projectionssystems, die in die Ausstrahlungen des Stabkranzes theils als directe Fortsetzungen der Hirnschenkel eingehen, theils zunächst von den Ganglien des Mittelhirns, den Vier- und Sehhügeln, herstammen, theils endlich aus dem kleinen Gehirn hervorkommen, werden nun auf ihrem Weg zur Großhirnrinde überall von andern Fasermassen durchkreuzt, die verschiedene Regionen der Großhirnrinde mit einander verbinden, und die man mit einem ebenfalls von MEYNERT geschaffenen Ausdruck als das Associationssystem der Großhirnrinde bezeichnet[1]. Natürlich haben beide Ausdrücke in diesem Zusammenhang nur eine anatomische Bedeutung. Das Projectionssystem hat ebensowenig mit dem was man etwa in der physiologischen Optik die »Projection« des Netzhautbildes nach außen zu nennen pflegt, wie das Associationssystem mit der psychologischen »Association der Vorstellungen« irgend etwas zu thun. Dies muss um so mehr betont werden, weil bei der Anwendung jener Benennungen in der That solche auf unklaren psychologischen Vorstellungen beruhende Vermengungen manchmal eine Rolle gespielt haben oder noch spielen. Dass aber das sogenannte Projectionssystem höchstens theilweise auf eine Art Projection der peripheren Sinnesflächen auf die Hirnrinde bezogen werden kann, ergibt sich schon aus den anatomischen Thatsachen. Denn einerseits scheinen die verschiedenen empfindenden Stellen der Körperperipherie zumeist mit mehreren Punkten der Rinde gleichzeitig verbunden zu sein; und anderseits können in einem bestimmten Rindengebiet verschiedene Fasersysteme endigen, die gesonderten äußeren Organen entsprechen. Alles dies weist darauf hin, dass das Projectionssystem mindestens ebenso sehr der centralen Verbindung, wie der in dem Namen ausgedrückten centralen Vertretung der Körperorgane dient. Um vollends das »Associationssystem« mit den psychologischen Associationsprocessen in irgend eine Beziehung zu bringen, dazu fehlt es an jeder Unterlage. Das einzige was sich hier in functioneller Beziehung vermuthen lässt, ist eben dies, dass durch die sogenannten Associationsfasern gesonderte Rindengebiete irgendwie zu gemeinsamer Function verbunden werden.

Wie das Projectionssystem, so zerfällt nun auch das Associationssystem in verschiedene Abtheilungen, die sich in diesem Fall theils nach der Richtung der Verbindung, theils nach der Entfernung der verbundenen Rindengebiete unterscheiden lassen. Wir erhalten so folgende drei Untersysteme von Associationsfasern:

---

[1] MEYNERT, STRICKERS Gewebelehre, S. 117. Psychiatrie, S. 40.

1. Das System der Quercommissuren. Es wird hauptsächlich durch den Balken oder die große Commissur gebildet, aber in Bezug auf den Schläfelappen zum Theil ergänzt durch die vordere Commissur, die überdies auch noch die Kreuzung der Ofactoriusfasern enthält (Fig. 91, vgl. dazu oben S. 128). Der Balken stellt eine mächtige Querverbindung dar, dessen Fassermassen übrigens nicht bloß symmetrische, sondern zum Theil auch verschieden gelagerte Rindenregionen beider Hirnhälften verbinden. Die Balkenfasern durchkreuzen überall die Ausstrahlungen des Stabkranzes, ausgenommen in der Occipitalregion, wo sich beide Strahlungen in gesonderte Bündel scheiden (Fig. 58 *m'*, S. 130, vgl. a. Fig. 57, S. 129). Die Verbindung, welche der Balken zwischen symmetrischen Rindentheilen herstellt, findet, wie schon die bedeutende Zunahme des Balkenquerschnitts von vorn nach hinten vermuthen lässt, am reichlichsten zwischen den Rindenpartien der Occipitalregion statt, daher auch mangelhafte Entwicklung des Balkens, wie sie bei Mikrocephalen beobachtet wird, vorzugsweise von Verkümmerung der Hinterhauptslappen begleitet ist.

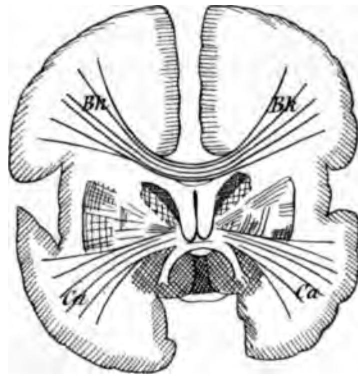


Fig. 91. Systeme querer Associationsfasern (schematischer Querschnitt durch das Vorderhirn in der Region der vorderen Commissur), nach EDINGER. *Bk* Balkenstrahlungen. *Ca* Fasern der Commissura anterior.

2. Das System der longitudinalen Verbindungsfasern (Fig. 92). Dasselbe schlägt eine dem vorigen System entgegengesetzte Richtung ein, indem durch seine Fasern von einander entfernte Rindenregionen der gleichen Hirnhälfte verbunden werden. Die Zerfaserung des Gehirns weist mehrere compactere Bündel dieser Art nach, die namentlich theils den Stirn- mit dem Schläfelappen (fasciculus uncinatus und arcuatus), theils die Hinterhauptsspitze mit der Schläfe (fasc. longitudinalis) verbinden.

3. Das System der Windungsfasern (fibrae propriae, Fig. 92). Sie verbinden unmittelbar benachbarte Rindengebiete mit einander, indem sie sich namentlich um die durch die Gehirnfurchen gebildeten Markeinsenkungen herumschlingen (vgl. a. S. 130 Fig. 58 *fa*).

Die so die verschiedenen Gebiete der Großhirnrinde mit einander verbindenden Associationssysteme können nun mit Rücksicht auf ihre Ausgangs- und Endpunkte ein dreifaches Verhalten darbieten. Sie können 1) verschiedene Gebiete des Projectionssystems, also centromotorische oder

centrosensorische Regionen mit einander verbinden; sie können ferner 2) bestimmte Gebiete des Projectionssystems mit andern verbinden, in denen direct keine Projectionsfasern endigen; und es können endlich wahrscheinlich auch 3) in gewissen Regionen der Rinde Associationsfasern verschiedenen Ursprungs zusammenlaufen, so dass diese Centralgebiete nur indirect, nämlich durch die von ihnen ausgehenden und in andern Rindenregionen endigenden Associationsfasern, mit dem Projectionssystem in Verbindung stehen. Solche ausschließlich als Endstationen von Associationsfasern aufzufassende Rindengebiete sind von FLECHSIG als **Associationscentren** bezeichnet worden[1]. Sie nehmen nach ihm im wesentlichen diejenigen

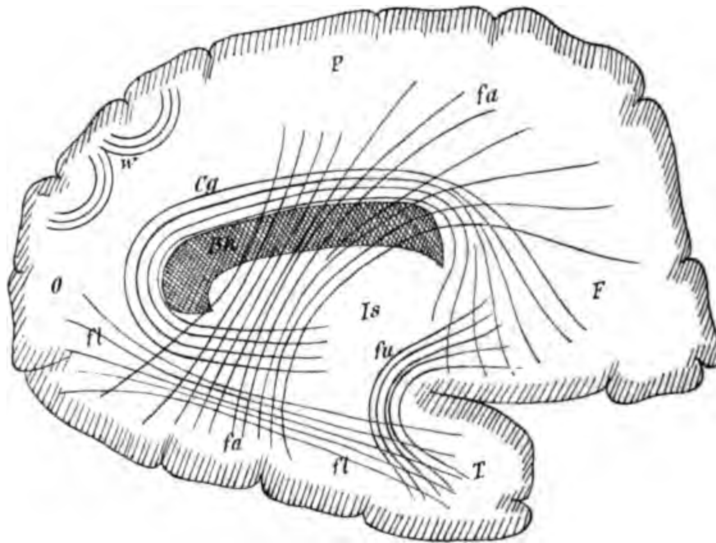


Fig. 92. Systeme longitudinaler Associationsfasern, nach EDINGER. *F* Frontal-, *P* Parietal-, *O* Occipital-, *T* Temporalhirn. *Bk* Balken. *Is* Region der Insel. *Cg* Longitudinalfasern der Bogenwindung (Cingulum). *fu* Fasciculus uncinatus, *fl* longitudinalis, *fa* arcuatus. *w* Windungsfasern (Fibrae propriae).

Theile der Großhirnrinde ein, an denen sich keine Sinnescentren befinden, also im menschlichen Gehirn die in Fig. 89 und 90 nicht durch besondere Zeichen angedeuteten Regionen. Danach würden, wenn man jede zusammenhängende Fläche dieser Art als ein einziges Centralgebiet betrachtet, drei solche Associationscentren zu unterscheiden sein: ein vorderes oder frontales, welches den größten Theil des Stirnhirns einnimmt, ein mittleres, insuläres, welches die Rinde der »Insel« und ihrer nächsten

[1] FLECHSIG, Gehirn und Seele[2], 1896. Neurolog. Centralblatt, 1898, Nr. 21.

Umgebung ausfüllt, und ein hinteres, sehr ausgedehntes, parietotemporales, dem ein großer Theil des Scheitel- und Schläfehirns zufällt. Dabei sollen aber die Begrenzungen zwischen den Projections- und diesen Associationscentren durch Intermediärgebiete und Randzonen vermittelt werden, in denen neben den Associations- auch Projectionsfasern mit jenen gemischt oder in einzelnen Bündeln endigen. Die Berechtigung dieser Unterscheidung besonderer, gänzlich der directen Verbindung mit dem Projectionssystem entbehrenden Centren ist noch vielfach umstritten, und die Angaben über die Begrenzungen und die Ausdehnung der betreffenden Rindenfelder sind, namentlich mit Rücksicht auf die Ausdehnung der Randzonen und der gemischten Gebiete vielfach unsicher. Immerhin scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, dass es Gebiete der menschlichen Hirnrinde gibt, zu denen sich vorzugsweise Associationsfasern begeben, und dass dies im allgemeinen die gleichen Gebiete sind, deren Zerstörung sich nicht sowohl in directen centromotorischen oder centrosensorischen Symptomen, als in complicirteren Functionsanomalien äußert. Anderseits freilich darf nicht übersehen werden, dass auch die sogenannten directen motorischen und sensorischen Centren, wie namentlich die Ausfallssymptome lehren, keineswegs als einfache Projectionen der peripheren Organe auf die Hirnoberfläche betrachtet werden dürfen, da auch hier schon die auftretenden Symptome von complicirterer Art sind und umfangreiche Stellvertretungen eintreten können, welche die anfänglichen Störungen ausgleichen. Dem entspricht zudem die Thatsache, dass es keine Region der Hirnoberfläche gibt, der nicht neben den Projections- auch Associationsfasern zufließen, ja dass die letzteren wahrscheinlich überall im menschlichen Gehirn die größte Masse der Stabkranzfasern bilden. Specifische Verschiedenheiten scheinen also in dieser Beziehung überhaupt nicht vorhanden zu sein. Da aber demnach jede durch centrale Eingriffe bedingte Functionsstörung, wo sie auch stattfinden möge, mehr oder minder complicirter Art ist, so kann es sich wohl immer nur um eine nähere oder eine entferntere, indirectere Beziehung eines Rindengebietes zu bestimmten peripheren Functionen, nicht um ein gegensätzliches Verhältniss der verschiedenen Gebiete zu einander handeln. Nach Maßgabe dieser Gesichtspunkte sind dann wohl auch die besonderen Verhältnisse zu beurtheilen, die sich in der verschiedenen Vertheilung und Mächtigkeit der sogenannten Projections- und Associationscentren vorfinden. Dahin gehört in erster Linie die Beobachtung, dass im menschlichen Gehirn die letzteren, ähnlich wie auch schon die zwischen verschiedenen Hirntheilen verlaufenden größeren Bündel von Associationsfasern (Fig. 91 und 92), eine ungleich größere Mächtigkeit als im Gehirn der Thiere erreichen, so dass sie in diesem oft überhaupt nicht nachweisbar sind. Ganz besonders gilt dies von dem frontalen

Associationscentrum, in dessen stark hervortretender Entwicklung zu einem wesentlichen Theil die Gestaltung des Primaten- uud namentlich des Menschengehirns begründet liegt. Endlich mag noch als bemerkenswerth hervorgehoben werden, dass dasjenige Rindengebiet, das die umfangreichsten Vertretungen peripherer Organe enthält, die den Körperbewegungen, dem Tastsinn und den Organempfindungen zugeordnete Region in der Umgebung der Centralwindungen, auch die umfangreichsten Verbindungen mit den Associationscentren darbietet.

Der von Flechsig aufgestellte Begriff der »Associationscentren« ist in den letzten Jahren Gegenstand lebhafter Erörterungen zwischen den Gehirnanatomen und -pathologen gewesen. Während auf der einen Seite Ramon y Cajal, Edinger, zum Theil auch Hitzig in zustimmendem Sinne sich äußerten, erklärten andere, wie Déjerine, v. Monakow, Siemerling, O. Vogt, die ganze Unterscheidung für undurchführbar, da es keine Rindengebiete gebe, zu denen nicht Projectionsfasern verfolgt werden könnten, ebenso wie anderseits anerkanntermaßen keine existiren, denen Associationsfasern fehlen[1]. Natürlich ist die Frage als solche eine rein anatomische. Hier kann nur darauf hingewiesen werden, dass der Entscheidung derselben physiologisch kaum die Bedeutung beizumessen ist, die man ihr vielleicht vom anatomischen Standpunkte aus beilegen möchte. Sicherlich wird man in dem Vorkommen von Rindengebieten, die wahrscheinlich nur indirect, durch die zu andern Centren führenden Leitungsbahnen, mit peripheren Organen in Verbindung stehen, einerseits ein Zeugniss für die complicirtere Structur des betreffenden Gehirns, anderseits ein solches für die besonders verwickelte Function eines solchen Rindegebietes selbst sehen dürfen. Aber ein Anlass, derartigen Rindentheilen eine specifische Function zuzuschreiben, und sie den sogenannten »Projections-« oder »Sinnescentren« als »psychische Centren« gegenüberzustellen, dürfte in diesen Verhältnissen schwerlich gelegen sein. Nichts spricht in der That dafür, dass die Großhirnrinde nach dem einfachen Schema aufgebaut sei, nach dem sie in einzelnen Theilen gewissermaßen nur Spiegelbilder der peripheren Organe, in andern nur Centren höherer Stufe enthielte, die zur Verknüpfung solcher directer Centren bestimmt wären. Vielmehr liegt es eben im Wesen eines jeden Centraltheils, dass er Elemente verbindet, die, obgleich sie im Gebiet der peripheren Organe räumlich gesondert sind, doch zu einheitlichen Functionen zusammenwirken. Hier sind es aber schon die niedrigeren Centraltheile, und dann in letzter Instanz die sämmtlichen Theile der Hirnrinde, die solche Verbindungen zu stande bringen. Darum ist z. B. das sogenannte »Sehcentrum« keineswegs eine bloße Wiederholung der Retinafläche innerhalb der Rinde. Da in diesem Fall die Retina selbst nichts anderes als ein weit vorgeschobenes Stück Hirnrinde ist, so würde eine

[1] Ramon y Cajal, Die Structur des Chiasma opticum, S. 56. Edinger, Vorlesungen[6], S. 228. Hitzig, Les Centres de Projection et d'Association, Rapport lu au XIII. Congr. internat. de Méd. à Paris, Le Nevraxe, I. 1900. (Gegenbemerkungen Flechsigs ebend. II, und Erwiderung Hitzigs, 1900.) von Monakow, Monatsschrift für Psychiatrie. Bd. 8, 1900, S. 405. O. Vogt, Journ. de physiol. et path. gén. 1900, p. 525. Siehe oben S. 211.

solche centrale Verdoppelung eigentlich ein merkwürdiger Luxus sein, den sich die Natur erlaubte. Indem jedoch das Sehcentrum neben den es mit der Retina verbindenden Leitungsbahnen andere enthält, durch die es die Retinaerregungen mit sonstigen beim Sehacte betheiligten Functionsgebieten, z. B. den motorischen, verbindet, ist eben das Sehcentrum ein wirkliches »Centrum«, und nicht bloß ein Duplicat des peripheren Organs. Wenn es nun Theile der Großhirnrinde gibt, deren Elemente direct gar nicht mit peripher verlaufenden Leitungsbahnen in Verbindung stehen, so wird demnach darin immer nur eine Steigerung einer Eigenschaft zu sehen sein, die, als das was den Centralorganen ihren allgemeinen Charakter gibt, in irgend einem Grade auch für alle jene den peripheren Organen näher stehenden Gebiete schon anzunehmen ist. Von einer Mehrheit »psychischer Centren« zu reden, dazu kann man nur auf Grund von Voraussetzungen kommen, die physiologisch wie psychologisch gleich unmöglich sind. In Wahrheit gibt es nur ein psychisches Centrum: das ist das Gehirn als Ganzes, mit allen seinen Organen, die bei irgend einem verwickelteren psychischen Vorgang entweder sämmtlich oder in so weiter Ausdehnung über verschiedene Gebiete in Action treten, dass von irgend einem innerhalb dieses Ganzen abzugrenzenden psychischen Centrum niemals die Rede sein kann[1].

7. Structur der Grofshirnrinde.

Der physiologische Versuch, die pathologische Beobachtung und die anatomische Verfolgung der Fasersysteme finden naturgemäß da ihre Grenzen, wo diese Systeme in die Großhirnrinde selbst übertreten. Wie sie in der letzteren endigen, wie sich hier insbesondere die verschiedenen Theile des sogenannten Projections- und Associationssystems, die einem und demselben Gebiet der Hirnrinde zustreben, zu einander verhalten, darüber vermag nur die mikroskopische Erforschung der Structur der Großhirnrinde Aufschluss zu geben. Nun ist die Erkenntniss dieses überaus verwickelt gebauten Gebildes allerdings noch nicht so weit vorgeschritten, dass sich die Endpunkte der verschiedenen Leitungsbahnen, die zu ihr verfolgt werden können, mit Sicherheit festzustellen wären. Aber einige auch für die physiologische und psychologische Würdigung der einzelnen Leitungssysteme in Betracht kommende Ergebnisse dürften immerhin bereits gewonnen sein.

Vor allem zeigt in gewissen Grundzügen ihres Baues die Großhirnrinde ein übereinstimmendes Verhalten. Ueberall besteht sie aus mehreren Lagen von Nervenzellen, die nach ihrer Größe, Richtung und Lage in der Hirnrinde des Menschen 8 bis 9 Schichten unterscheiden lassen, im allgemeinen aber in übereinstimmender Anordnung auf einander folgen, während in der relativen Dicke dieser Schichten und in der Menge der für jede

[1] Vgl. hierzu unten Cap. VI, 7 und 8.

derselben charakteristischen Elemente an den verschiedenen Stellen sehr

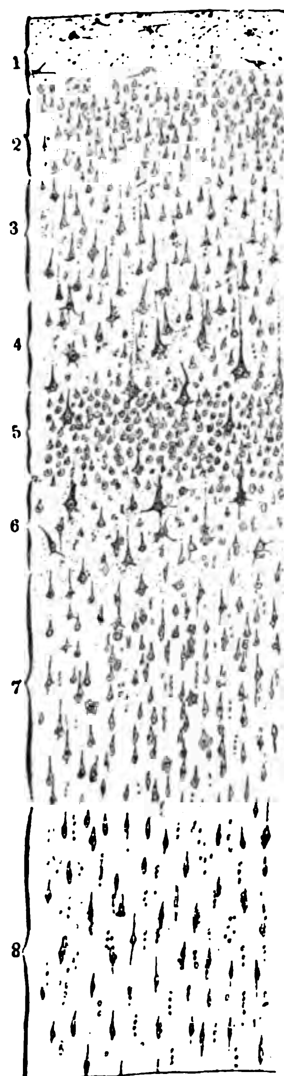


Fig. 93. Schnitt aus der hinteren Centralwindung, nach RAMON Y CAJAL. *1* plexiforme Schicht. *2* kleine, *3* mittelgroße Pyramidenzellen. *4* große äußere Pyramiden. *5* kleine Pyramiden und Sternzellen. *6* große tiefe Pyramiden. *7* Schichte der Spindel- und dreieckigen Zellen. *8* tieferer Theil dieser Schicht.

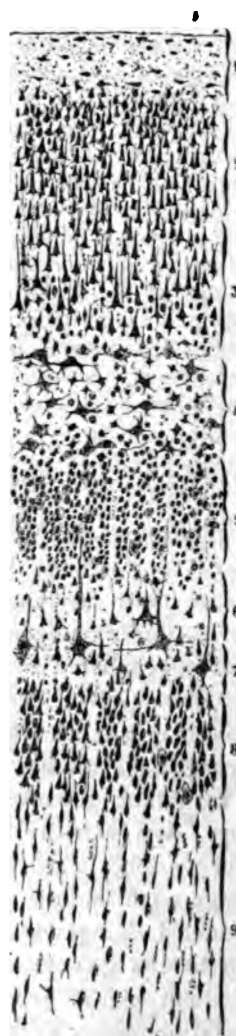


Fig. 94. Schnitt durch die Sehrinde des Menschen, nach RAMON Y CAJAL. *1* plexiforme Schicht. *2* kleine, *3* mittelgroße Pyramiden. *4* Schicht der großen Sternzellen. *5* kleine Sternzellen. *6* kleine Pyramiden mit aufsteigenden Achsenfasern. *7* Riesenpyramiden. *8* Pyramiden mit gebogener aufsteigender Achsenfaser. *9* spindelförmige Zellen.

bedeutende Unterschiede obwalten. Die Figuren 93 und 94 veranschaulichen diese Verhältnisse an zwei typischen Beispielen: die Fig. 93 stellt nämlich einen mikroskopischen Durchschnitt durch die hintere Centralwindung, also durch einen Theil der centromotorischen Großhirnsphäre, die Fig. 94 einen solchen durch die Sehrinde des Menschen dar. Wesentlich übereinstimmend sind hier, wie in allen andern von beliebigen Orten stammenden Schnitten, die äußerste und die innerste Schichte, von denen jene durch spindelförmige und quer gestellte, diese durch ebensolche longitudinal gestellte Zellen, jene durch ein vorwiegend horizontal ausgebreitetes Fibrillennetz, diese durch longitudinal hindurchziehende Fasermassen charakterisirt ist. Dagegen treten wesentliche Unterschiede in der sehr verschiedenen Mächtigkeit einerseits der aus großen und kleinen pyramidalen Zellen, anderseits der aus sternförmigen, ebenfalls größeren und kleineren Zellen gebildeten Schichten hervor. In den centromotorischen Regionen überwiegen weitaus die Pyramidalzellen. Noch mächtiger als der in Fig. 93 abgebildete Schnitt aus der hinteren Centralwindung, die zwischen dem Typus der »Bewegungsrinde« und der »Associationsrinde« (vordere Stirn-, untere Schläfewindungen u. s. w.) die Mitte hält, treten sie an der vorderen Centralwindung hervor, wo sie, als sogenannte Riesenzellen, von besonderer Größe sind und tief in die 7. Schichte der Spindel- und dreieckigen Zellen herabreichen. Im Gegensatz hierzu treten die Pyramidenzellen, namentlich die großen, in der Sehrinde an Masse und Ausbreitung sehr zurück, während die sternförmigen, nach allen Richtungen Dendriten aussendenden Zellen (4 und 5 Fig. 94) große Ansammlungen bilden.

Dieser verschiedenen Mächtigkeit der charakteristischen Zellenformen gehen auch die Anordnungen der Fasersysteme der Hirnrinde parallel. Wo der Typus der Pyramidenzellen vorwaltet, da zeigen diese eine vorwiegend longitudinale, senkrecht vom Mark zur Hirnoberfläche aufsteigende Anordnung. Dabei geht ein großer Theil dieser Longitudinalfasern direct aus den Pyramidalzellen hervor, indem sich namentlich aus den größeren derselben (*A* Fig. 95) die Achsenfortsätze unmittelbar in die Markstränge fortsetzen: in der centromotorischen Region bilden so diese Fasern offenbar den directen Ursprung der Pyramidenbahn. Unter den andern Fortsätzen der Pyramidenzellen, die sämmtlich den Charakter von Dendriten besitzen, verläuft der stärkste auf der dem Neuriten gegenüber liegenden Seite ebenfalls longitudinal zur äußersten Rindenschicht, um sich in das hier vorhandene Nervennetz aufzulösen: man darf also hier im Sinne der Pfeile eine directe centrifugale Leitung annehmen, die in der äußersten Rindenschichte beginnt und sich durch die Pyramidenzellen in die motorischen Bahnen fortsetzt. Dieses System wird aber von andern longitudinalen Fasern durchkreuzt, die theilweise von kleineren Zellen ausgehen, deren

Achsencylinder sich nach kurzem Verlauf spaltet, während andere in zusammenhängenderem Verlauf aus dem Mark aufsteigen, um sich wieder in dem Fibrillennetz der äußersten Rindenschicht aufzulösen: die ersteren dieser Fasern (*B*) bilden, wie man vermuthet, Glieder des Associationssystems, die ja keinem Hirngebiet fehlen; die letzteren (*D*) sind wahrscheinlich centripetale Achsenfasern, die zu tieferen, im Mittelhirn gelegenen Zellen gehören. Auf diese Weise enthält also die Bewegungsrinde: 1) als hauptsächlich charakteristischen Bestandtheil die durch die Pyramidenzellen vermittelte centrifugale Bahn (*A*), 2) ein wahrscheinlich in dem Nervennetz der äußersten Rindenschicht mit jener in Beziehung tretendes centripetales Fasersystem, das die Endausbreitung eines den tieferen Hirntheilen angehörenden Neuronengebiets bildet (*D*), und 3) eine durch Schaltzellen vermittelte, ebenfalls im allgemeinen longitudinal verlaufende und in das Fibrillennetz der äußersten Schichte einmündende Associationsbahn, deren Leitungsrichtung eine unbestimmte, möglicher Weise je nach den ihr zufließenden Erregungen eine wechselnde ist (*B*). Dazu kommt endlich 4) als ein in den centromotorischen Regionen zurücktretender, aber doch nirgends ganz fehlender Bestandtheil das durch die Sternzellen charakterisirte Geflecht, das nach den ihr in der Sehrinde zukommenden Eigenschaften als die Hauptendigung sensorischer Leitungsbahnen anzusehen ist. Von den vorigen unterscheidet sich dieser in der Bewegungsrinde relativ zurücktretende Bestandtheil durch den in allen möglichen Richtungen gehenden geflechtartigen Verlauf seiner Fasern. In der Anwesenheit solcher für die sensorischen Centren kennzeichnender Bildungen in der centromotorischen Region darf man aber vielleicht einen Ausdruck der Thatsache sehen, dass auch diese Region zugleich ein sensorisches Gebiet ist, in Uebereín-

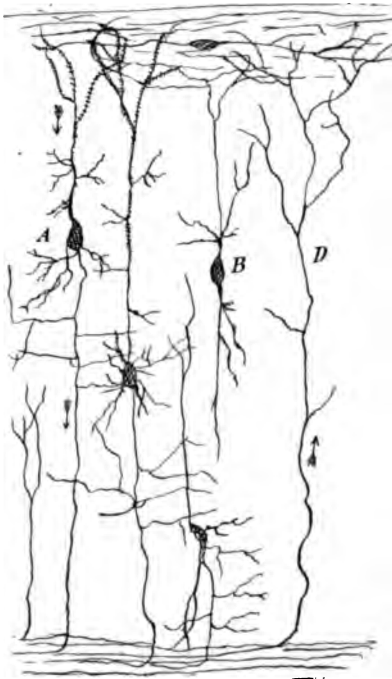


Fig. 95. Einzelne Zellen und Faserverbindungen aus der centromotorischen Region, nach RAMON Y CAJAL. *A* große Pyramiden mit nach oben gerichteten Dendriten und abwärts gerichteten Neuriten. *B* Schaltzellen, vielleicht Mittelglieder von Associationsfasern. *D* Endverzweigungen aufwärts gerichteter Neuriten.

stimmung damit, dass nach den physiologischen und pathologischen Erfahrungen die Centren des allgemeinen Sinnes hier ihre Lage haben.

Betrachten wir dem gegenüber die »Sehrinde« als typisches Beispiel einer eminent sensorischen Region, so bietet sich hier als der wesentliche Unterschied des Faserverlaufs der, dass diese geflechtartigen, nach allen Seiten, namentlich also auch horizontal verlaufenden Bildungen hier enorm überwiegen, und dass ihnen gegenüber die für die Endigungsstellen der Pyramidenbahnen so kennzeichnenden longitudinalen Fasermassen sehr zurücktreten (Fig. 96). Es sind die schon an dem Durchschnitt Fig. 94 so mächtig hervortretenden kleineren und größeren Sternzellen, die mit ihren nach allen Seiten sich erstreckenden Ausläufern diese wahrscheinlich nur aus in einander eingreifenden Neuronen von relativ beschränktem Umfang bestehenden Geflechte hervorbringen (*C*). Wie nun aber der Bewegungsrinde dieses, wie man annehmen darf, mit den sensorischen Functionen zusammenhängende Gebiet nicht ganz fehlt, so finden sich anderseits in der Sehrinde, nur in beschränkterer Ausdehnung, die charakteristischen Systeme der ersteren wieder: so namentlich die mit den Pyramidalzellen (*A*) verbundenen longitudinalen centrifugalen, sowie die von tieferen Zellengebieten zur Rinde aufsteigenden centripetalen Fasern, und endlich die muthmaßlichen Associationsfasern mit ihren Schaltzellen (*B*). Hieraus wird man schließen dürfen, dass auch die Sehrinde centromotorische Functionen besitze. Wahrscheinlich sind es speciell die Augenmuskeln, vielleicht aber auch noch andere mit den Augenmuskeln in Correlation



Fig. 96. Aus der Schichte der Sternzellen der Sehrinde, nach RAMON Y CAJAL. *A* Pyramidenzelle. *B* Schaltzelle. *C* Sternzellen.

stehende Bewegungsorgane, denen von hier aus Innervationen zufließen können, wie denn auch H. MUNK bei Thieren Augenbewegungen bei Reizung der Sehrinde beobachtet hat[1].

Geringere Unterschiede als zwischen den hier als Haupttypen behandelten Regionen der Sehrinde und der Bewegungsrinde finden sich zwischen den verschiedenen Gebieten der letzteren sowie zwischen der Sehrinde und den andern vorwiegend sensorischen Regionen. Der Unterschiede der ersteren Art ist oben schon gedacht worden. In der Riechrinde sind die Pyramidenzellen beim Menschen noch spärlicher als in der Sehrinde zu finden; die kleineren Pyramiden fehlen hier ganz. Die Hörrinde ist dagegen durch ihre besonders große Zahl sternförmiger Zellen und durch mächtige sensorielle Fasernetze ausgezeichnet. In der »Associationsrinde« endlich treten diese Plexus zurück, während die Körnerschichten, in denen sich vorzugsweise Schaltzellen von verschiedener Form befinden, eine überwiegende Rolle spielen.

Nach allem dem wird man als allgemeines Ergebniss der Erforschung der Structureigenschaften der Großhirnrinde dieses aussprechen können, dass nicht nur die wesentlichen Structurelemente für alle Rindengebiete übereinstimmende sind, sondern dass auch die allgemeine Anordnung derselben keine tiefer greifenden Unterschiede darbietet; dass aber allerdings mehrere Schichten mit den für sie charakteristischen Elementen je nach den besonderen Functionen der einzelnen Rindentheile eine sehr verschiedene Ausbildung besitzen. In dieser Beziehung scheinen namentlich zwei Arten zelliger Elemente mit den an sie gebundenen Verlaufsformen von Fasersystemen kennzeichnend zu sein: die Pyramidalzellen mit ihren longitudinal verlaufenden Fasern, und die Sternzellen mit ihren Fasernetzen; die ersteren charakteristisch für die centromotorischen Regionen und darum wohl hauptsächlich als Ausgangspunkte der großen centrifugalen Leitungsbahnen anzusehen; die letzteren für die sensorischen Regionen, also wahrscheinlich hauptsächlich Endstationen centripetal leitender Bahnen. Dazu scheinen dann noch, als ein dritter charakteristischer und in seiner Mächtigkeit verschieden entwickelter Bestandtheil, gewisse longitudinal gestellte und mit entsprechenden Fasersystemen verbundene Zellen mit kurzem Neuronengebiet zu kommen, die vielleicht als Substrate der sogenannten Associationsbahnen angesehen werden können. In allen Regionen der Großhirnrinde scheint schließlich die äußerste Schicht mit ihren netzförmigen Faserverzweigungen ein Gebiet zu bilden, in welchem die verschiedensten Leitungsbahnen in Contact mit einander treten.

---

[1] RAMON Y CAJAL, Studien über die Hirnrinde des Menschen, deutsch von BRESLER. Heft 1: Die Sehrinde. Heft 2: Die Bewegungsrinde. 1900. Comparative Study of the

Die Frage, ob die verschiedenen Theile der Großhirnrinde eine specifisch verschiedene Structur besitzen, welche zugleich über die verschiedene Function derselben Rechenschaft geben könne, oder ob sie von wesentlich gleichartiger Beschaffenheit sei, ist in neuerer Zeit mehrfach Gegenstand der Discussion gewesen. Während sich MEYNFRT[1] in seinen epochemachenden Untersuchungen über die Hirnrinde des Menschen für die Gleichartigkeit ihrer Structur ausgesprochen hatte und sich ihm in dieser Beziehung GOLGI[2] und KÖLLIKER[3] anschlossen, ist namentlich RAMON Y CAJAL[4], dem wir bis jetzt die meisten Aufschlüsse über die hier obwaltenden Structurverhältnisse verdanken, für die Annahme specifischer Unterschiede eingetreten. Bei näherer Prüfung scheint jedoch diese Divergenz der Ansichten kaum eine wesentliche zu sein, sondern mehr darauf hinauszugehen, dass man unter »specifischen« Structureigenschaften hier und dort nicht dasselbe versteht. Gerade RAMON Y CAJALS Untersuchungen haben die außerordentlich große Structurähnlichkeit der verschiedenen Gebiete schlagend erwiesen und gezeigt, dass es sich hier überall nur um relative Unterschiede in der Mächtigkeit der einzelnen Elemente und Schichten handelt; ja indem diese Untersuchungen es wahrscheinlich machen, dass die verschiedenen centromotorischen, sensorischen und »associativen« Functionen an bestimmte Zellen- und Fasersysteme gebunden sind, die in der Regel in allen Gebieten der Hirnrinde vorkommen, und dass alle diese Functionen wesentlich nur durch die verschiedenen Leitungsrichtungen und diese wieder durch die verschiedenen Verbindungsweisen mit peripheren Organen und mit andern Rindengebieten bedingt sind, zerstören sie eigentlich jede Möglichkeit, specifische elementare Substrate für die sogenannten specifischen Functionen der Hirntheile anzunehmen. Sie zwingen vielmehr zu der Folgerung, dass es nicht ein specifischer Charakter der Elemente, sondern lediglich die verschiedene Verbindungsweise derselben ist, auf der die Verschiedenartigkeit der Leistungen beruht. Es ist aber, wie wir im Folgenden sehen werden, eines der merkwürdigsten Schauspiele, das gerade die moderne Hirnanatomie darbietet, dass sie mit der größten Energie an der Annahme specifischer Leistungen festhält, während ihre eigenen Ergebnisse die Durchführung dieser Annahme immer unmöglicher machen, und vielmehr, soweit aus den Structurverhältnissen überhaupt Zeugnisse zu gewinnen sind, sprechende Belege gegen die specifische Natur der elementaren nervösen Functionen enthalten.

---

sensory areas of the human cortex. Decennial Celebration of the Clark University. 1899, p. 311 ff.

[1] MEYNERT, Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie. Bd. 1. S. 97, 198. Bd. 2, S. 88. STRICKERS Gewebelehre, Bd. 2, S. 704 ff.

[2] GOLGI, Sulla fina Anatomia degli organi centrali. 1886.

[3] KÖLLIKER, Gewebelehre[6], Bd. 2, S. 809 ff.

[4] RAMON Y CAJAL, Studien über die Hirnrinde des Menschen, Heft 1, S. 5 ff. Vgl. auch FLECHSIG, Die Localisation der geistigen Vorgänge, S. 82 ff.

8. Allgemeine Principien der centralen Leitungsvorgänge.

a. Princip der mehrfachen Vertretung.

Die Verfolgung der Leitungsbahnen, ihr Zusammentreffen und ihre Beziehungen in den einzelnen Theilen des Centralorgans legen Vermuthungen über die Functionen der letzteren so nahe, dass man begreiflicher Weise vielfach schon auf die anatomischen Verhältnisse Schlüsse über die functionelle Bedeutung der Theile gegründet hat. Obgleich nun solche Schlüsse immer nur einen problematischen Werth haben können und der Ergänzung durch die directe physiologische Analyse der Leistungen bedürfen, so ist es doch einleuchtend, dass die Verhältnisse der Leitung, auch wenn man von jener Functionsanalyse noch ganz und gar absieht, namentlich insofern Anhaltspunkte für diese selbst gewähren können, als sich auf Grund jener Verhältnisse gewisse Vorstellungen von vornherein als unzulässig und andere als mehr oder minder wahrscheinlich werden betrachten lassen. So wird man z. B. ohne weiteres zugeben, dass eine Hypothese, die den Vorgang der Tonwahrnehmung einfach aus Mitschwingungen irgend welcher abgestimmter Nerventheilchen im Gehirn erklären wollte, angesichts der verwickelten Verhältnisse der Acusticusleitung, wie sie das Schema der Fig. 77 (S. 181) versinnlicht, keine Wahrscheinlichkeit für sich haben würde, oder dass die Vorstellung, der Act des räumlichen Sehens komme durch eine unmittelbare Projection des Netzhautbildes auf Elemente des Sehcentrums zu stande, die analog den Stäbchen und Zapfen der Retina mosaikartig angeordnet seien, weder mit dem was wir über die Beziehungen der Opticusleitung zu andern, namentlich motorischen Nervenbahnen erfahren haben, noch mit den gewonnenen Aufschlüssen über die Structur der Sehrinde leicht zu vereinigen wäre. In diesem Sinne wird es demnach eine nützliche Vorbereitung zu den Betrachtungen des nächsten Capitels sein, wenn wir hier, am Schlusse der Erörterung der für die psychologischen Functionen der Nervencentren bedeutsameren Leitungswege, die Gesichtspunkte hervorheben, die sich aus der Gesammtheit der geschilderten Verhältnisse zu ergeben scheinen, und sie in einigen principiellen Sätzen zu formuliren suchen.

Hier lässt sich nun als ein erstes und allgemeinstes Princip das schon auf Grund der ersten planmäßig durchgeführten mikroskopischen Zergliederung des Gehirns von MEYNERT formulirte Princip der mehrfachen Vertretung allen andern voranstellen. Es sagt aus, dass im allgemeinen jedes vom Centralorgan beherrschte periphere Körpergebiet nicht einmal, sondern mehrmals im Centralorgan repräsentirt ist, so dass also, wenn man sich der freilich, wie wir bald sehen werden,

an sich eigentlich unzulässigen Vergleichung mit einem Spiegelbilde bedienen wollte, jedes Sinnes- und jedes Bewegungsorgan und sogar jeder kleinste Theil eines solchen, jedes sensible oder motorische Element, nicht einmal, sondern mehrmals im Centralorgan abgebildet wäre. So hat jeder Muskel eine nächste Vertretung schon im Rückenmark, von dem aus er eventuell ohne Einwirkung höherer Centralgebiete gereizt oder auch in seiner Erregung gehemmt werden kann; dazu kommt dann eine zweite Vertretung in den Regionen des Mittelhirns, den Vier- oder Sehhügeln, und eine dritte in den centromotorischen Regionen der Großhirnrinde. Insofern diese mit Gebieten des Kleinhirns und mit Associationscentren verbunden sind, würden endlich indirecte Vertretungen auch hier anzunehmen sein. Nun ist es durchaus nicht nothwendig, dass bei jeder Function peripherer Elemente die sämmtlichen centralen Vertretungen derselben mitwirken. Vielmehr ist es unverkennbar, dass vielfach in den niederen Centralgebieten Wirkungen auf die peripheren Organe ausgeübt werden können, bei denen gar keine Betheiligung höherer Vertretungen stattfindet. Wohl aber pflegt umgekehrt jede von höheren Neuronen ausgehende Wirkung theils direct durch niedrigere Centren vermittelt zu werden, theils wenigstens begleitende Erregungen in ihnen auszulösen. In diesem Sinne erweist sich also das Princip der mehrfachen Vertretung bereits als eine Folge der zusammengesetzten Natur aller centralen Functionen, und in der Art, wie sich das Zusammenwirken der einem und demselben peripheren Gebiet zugehörigen Vertretungen steigert, führt dasselbe zugleich ohne weiteres zu dem folgenden Princip über.

b. Princip der aufsteigenden Complication der Leitungswege.

In den Centralorganen der höheren Wirbelthiere kommt deutlich das Gesetz zur Geltung, dass die Verzweigungen der Leitungsbahnen und die durch dieselben vermittelten Beziehungen functionell verschiedener, aber irgendwie zusammengehöriger Centralgebiete zu einander rasch von unten nach oben zunehmen. Im Rückenmark ist die Verbindung irgend einer im peripheren Nerven einheitlich zusammengefassten Leitungsbahn mit Nebenbahnen von verhältnissmäßig beschränkter Art. Im verlängerten Mark und im Mittelhirn nehmen diese Verbindungen schon sehr erheblich zu. In dem Mittelhirntheil der Acusticus- und Opticusbahn z. B. sehen wir Verbindungen theils mit andern sensorischen theils mit motorischen Centren, wie sie im Rückenmark nur nach einem verhältnissmäßig einfachen Schema beobachtet werden, in ungemein viel complicirterer Form sich wiederholen. In der Großhirnrinde findet diese Steigerung der Leitungsverbindungen schließlich darin ihren Ausdruck, dass an jeder Stelle der Rinde, so verschieden auch vermöge der nächsten

Leitungsverbindungen ihre unmittelbare Function sein mag, doch Leitungssysteme der verschiedensten Art zusammentreffen, so dass irgend eine sogenannte »Sinnesrinde« immer zugleich partiell die Bedeutung einer »Bewegungs«- und daneben noch selbst die einer »Associationsrinde« besitzt. So ist vermöge dieser wachsenden Complication der Vertretungen in aufsteigender Richtung speciell die Großhirnrinde der höheren Thiere und des Menschen wahrscheinlich in jedem ihrer Punkte selbst schon eine mehrfache Vertretung, insofern z. B. irgend eine Stelle der Sehrinde neben der Vertretung einer Stelle der peripheren Netzhaut auch Vertretungen motorischer Gebiete, die mit der Function des Sehens in Beziehung stehen, sowie möglicher Weise solche anderer functionell verbundener sensibler Stellen und endlich durch die Associationsfasern wahrscheinlich noch indirecte Vertretungen entfernterer, aber beim Sehact irgendwie mitwirkender Functionsgebiete enthalten wird. Wäre daher die Vorstellung, irgend ein Sinnescentrum sei im wesentlichen nichts anderes als eine centrale Projection der peripheren Sinnesfläche, das Sehcentrum z. B. eine solche der Retina, das Hörcentrum des sogenannten Resonanzapparates im Labyrinth, aus physiologischen und psychologischen Gründen zulässig, so würden schon die anatomischen Thatsachen schwerwiegende Gründe gegen die Möglichkeit einer solchen Vorstellung enthalten.

Dieses Princip der wachsenden Differenzirung in aufsteigender Richtung macht zugleich eine andere Thatsache verständlich, auf die bereits die gröbere Morphologie des Gehirns hinweist, die aber vor allem bei der näheren Verfolgung der Leitungsbahnen sowie bei den im folgenden Capitel zu schildernden functionellen Erscheinungen deutlich hervortritt. Dies ist die Thatsache, dass manche, ja vielleicht die meisten der Functionen, die bei dem Menschen und den höheren Säugethieren ihre letzte zusammenfassende Vereinigung erst in der Großhirnrinde finden, bei den niederen Wirbelthieren schon in den Ganglien des Mittelhirns vollständig centralisirt zu sein scheinen: so namentlich gewisse Sinnesfunctionen, wie Sehen und Hören. Dem entspricht, dass selbst bei den niederen Ordnungen der Säuger, wie z. B. bei den Nagethieren, die Rindenvertretungen solcher Organe bei weitem nicht die Mächtigkeit und die functionelle Bedeutung erlangen, die sie beim Menschen besitzen. Das Centralorgan schafft sich demnach nur in dem Maße neue Vertretungen, als complicirtere Zusammenfassungen functioneller Einheiten erforderlich werden. In gleichem Maße werden dann aber die bisherigen Centralstationen verhältnissmäßig reducirt. Daraus erklärt sich das relative Zurücktreten der Mittelhirngebiete im Gehirn der höheren Thiere und des Menschen.

c. Princip der Differenzirung der Leitungsrichtungen.

Sieht man sich nach den Zeugnissen um, welche die Verfolgung der Leitungsbahnen etwa für specifische Verschiedenheiten der Functionen centraler Elemente und der zu ihnen gehörenden leitenden Fortsätze erbracht hat, so lässt sich nur ein Ergebniss als ein mit Wahrscheinlichkeit aus den anatomischen und physiologischen Beziehungen der Leitungswege abzuleitendes ansehen: dies ist die mit der doppelten Ursprungsweise der Nervenfortsätze zusammenhängende doppelte Leitungsrichtung, wie sie zuerst von RAMON Y CAJAL vom anatomischen Standpunkte aus angenommen worden ist, und wie sie in gewissen elementaren Thatsachen der Nervenmechanik ihre Stütze findet (S. 93). Durch dieses Verhältniss ist die dereinst den Nerven zugeschriebene und mit ihren Eigenschaften kaum in irgend einen verständlichen Zusammenhang zu bringende Thatsache der Ausbildung bestimmter Leitungsrichtungen auf einen eigenthümlichen Differenzirungsprocess der Nervenzelle zurückgeführt, der, wie früher erörtert, in dem in jeder Zelle stattfindenden Verhältniss erregender und hemmender Wirkungen, die sich unter dem Einfluss jener Differenzirung in verschiedenem Maße auf bestimmte Regionen der Zelle vertheilen, ihre Erklärung findet. Eben darum wird man nun aber diese Ausbildung verschiedener Leitungsrichtungen kaum als ein überall zur Geltung kommendes Princip betrachten dürfen, sondern eben nur als ein Entwicklungsprincip, das neben ihm bestehende fortan undifferenzirt bleibende Zustände centraler Elemente keineswegs ausschließt. Auch sind uns ja solche in zahlreichen Zellenformen begegnet, bei denen ein doppelter Ursprungstypus der Leitungsbahnen anatomisch nicht nachzuweisen und auch physiologisch unwahrscheinlich ist. Das sind aber bemerkenswerther Weise immer zugleich Fälle, in denen überhaupt keine functionellen Bedingungen vorliegen, die differente Leitungsrichtungen bez., was eigentlich der zutreffendere Ausdruck ist, Hemmungen einer in bestimmter Richtung zugeleiteten Erregung erforderlich machen. So ist schon bei zahlreichen Zellen des sensorischen Systems, von den Zellen der Spinalganglien an, jene Differenzirung einigermaßen zweifelhaft; und bei zahlreichen Schaltzellen, die theils innerhalb der Centralorgane, theils weit vorgeschoben in peripheren Sinnesapparaten vorkommen, fehlt physiologisch jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer bestimmten Leitungsrichtung, und nicht minder morphologisch jede Andeutung einer doppelten Ursprungsform. (Vgl. oben S. 154 f.)

Beruht demnach die Differenzirung der Leitungsrichtungen auf einem der Nervenzelle eigenen Differenzirungsprocess, der an eine besondere Ausbildung der Zellstructur gebunden zu sein scheint, so ist nun aber zugleich

diese Differenzirung die einzige, die sich überhaupt bei der Untersuchung der Leitungswege erkennen lässt, und sie ist, wie man hinzufügen muss, die einzige, die vom Standpunkt der reinen Betrachtung der Leitungsbahnen aus erkennbar sein kann. Denn diese Untersuchung kann natürlich immer nur darüber Aufschluss geben, wo, zwischen welchen Endgebieten und allenfalls in welchen Richtungen die Vorgänge geleitet werden. Ueber die Natur der Vorgänge selbst kann sie aber nichts aussagen. Immerhin ist es ein für die Physiologie der centralen Functionen beachtenswerther Gesichtspunkt, dass außer jener Differenzirung der Leitungsrichtungen weitere qualitative Unterschiede der centralen Elemente weder morphologisch noch auf Grund der Mechanik der Innervation nachzuweisen sind.

d. Princip der centralen Verknüpfung räumlich getrennter Functionsgebiete. Theorie der Kreuzungen.

Unverkennbar empfängt das Princip der mehrfachen Vertretung peripherer Gebiete sehr häufig seine besondere Bedeutung durch die Thatsache, dass Körperorgane, die räumlich mehr oder minder weit entfernt von einander abliegen, dabei aber gemeinsam functioniren, in ihren centralen Vertretungen einander auch räumlich genähert werden, so dass nun Leitungsbahnen, die solche synergische Functionen vermitteln, auf den kürzesten Wegen zwischen diesen ihren centralen Vertretungen möglich sind. So kommen die bei den Ortsbewegungen des Menschen und der Thiere wirksamen Nervenbahnen zum Theil in sehr verschiedener Höhe aus dem Rückenmark hervor. Aber im Centralorgan gibt es mehrere Gebiete, theils im Mittelhirn theils in der Hirnrinde, wo die Centren dieser Bewegungen einander sehr nahe gerückt sind, so dass bei willkürlichen wie bei unwillkürlichen, rein reflectorischen Bewegungen eine angemessene Coordination der Bewegungen durch leitende und eingeübte Verbindungen zwischen naheliegenden Centren vermittelt werden kann. Gerade so erscheinen die bekannten Beziehungen zwischen den rhythmischen Gehörsvorstellungen und den rhythmischen Körperbewegungen verständlich, wenn wir uns der Verbindungen erinnern, die in so mannigfacher Weise die Acusticuscentren mit den Bewegungscentren auf relativ kurzen Wegen verbinden. Eine der wichtigsten Bedeutungen, welche die Leitung im Centralorgan überhaupt besitzt, scheint daher die zu sein, dass sie im buchstäblichen Sinne centralisirt, indem sie Verbindungen zwischen den verschiedenen Functionsherden schafft und einheitliche Regulirungen räumlich getrennter, aber teleologisch zusammengehöriger Functionen zu stande bringt. Hierdurch wird dann zugleich bedingt, dass jede einzelne Function, da sie uns eben nur in dieser ihrer centralisirten Form geläufig ist, eigentlich immer selbst schon aus einer Verbindung vieler Functionen

besteht, die über verschiedene und manchmal sogar über räumlich weit getrennte periphere Organe vertheilt sind. Darum ist es aber auch von vornherein eine unzulässige Auffassung der centralen Leitungsverbindungen, wenn man sich etwa vorstellt, es gebe einen centralen Sehact, der von motorischen Innervationen und von Beziehungen verschiedener Retinaelemente zu einander unabhängig wäre: das centrale Sehorgan ist ja eben keine bloße Projection der Retina auf die Gehirnoberfläche, sondern ein höchst verwickeltes Gebilde, in welchem alle bei der Sehfunction betheiligten Partialfunctionen vertreten sind. Oder es ist ein Irrthum, wenn man die rhythmische Form auf einander folgender Gehörseindrücke als eine bloß der centralen Hörfläche zukommende Erregungsform glaubt isoliren und von den Bewegungsimpulsen, die sich mit ihr associiren, sondern zu können. Jede zu unserer Beobachtung kommende psychophysische Function ist eben an und für sich schon eine centralisirte Function, d. h. ein synergisches Zusammenwirken mehrerer peripherer Functionen. Was das periphere Gehörorgan oder was die Retina für sich bei der Bildung unserer Wahrnehmungen leisten könnte, wissen wir nicht, und können wir niemals ermitteln, weil die Functionen des Ohres wie des Auges und aller andern Organe immer nur in jenem centralisirten, d. h. mit andern Functionsgebieten in Beziehung gesetzten Zustand unserer Beobachtung gegeben sind.

Unter den Zusammenfassungen räumlich getrennter peripherer Organe zu einheitlich centralisirten, synergischen Functionen nehmen nun diejenigen, die durch die Kreuzungen der Leitungsbahnen vermittelt werden, eine besonders wichtige Stellung ein, weil bei ihnen die Scheidungen und Neuordnungen der Bahnen durch den Uebergang auf die entgegengesetzte Hirnhälfte den denkbar höchsten Grad erreichen, und weil in Folge dessen auch die functionelle Bedeutung dieser centralen Neuordnungen am deutlichsten in die Augen springt. Unter den Kreuzungen selbst bietet wieder die durch das ganze Thierreich hindurch in einer klaren Entwicklungsfolge auftretende Sehnervenkreuzung die augenfälligsten Beziehungen zur Function des Sehens dar. Wo das zusammengesetzte Auge in seinen einfachsten Entwicklungsformen vorkommt, wie bei den facettirten Augen der Insekten, da bildet das Netzhautbild ein grobes Mosaik, welches, weil jede Facette ein dioptrisch relativ unabhängiges Gebilde darstellt, räumlich ebenso wie das äußere Object orientirt ist, so dass also oben und unten, rechts und links am Object und an seinem Bilde einander genau entsprechen. Demgemäß bewegt sich denn auch ein solches Auge, falls es über einen Muskelapparat verfügt, nicht um einen in seinem Innern liegenden Drehpunkt, sondern es sitzt auf einem beweglichen Stiel, dreht sich also, ähnlich wie ein Tastorgan, um einen hinter ihm im Körper des Thieres

liegenden Punkt. Wie nun bei den Wirbellosen überhaupt die meisten Nervenbahnen auf der gleichen Körperseite bleiben, so scheinen bei ihnen auch die optischen Bahnen keine nennenswerthen Kreuzungen zu erfahren. Der volle Gegensatz dieses Verlaufes findet sich dann aber sofort bei den niedersten Wirbelthieren, indem gerade bei ihnen die optischen Bahnen vollständig gekreuzt sind, so dass die Retina des rechten Auges ausschließlich in der linken, die des linken Auges in der rechten Hirnhälfte vertreten wird. RAMON Y CAJAL hat mit genialem Scharfblick vermuthet, in dieser Einrichtung möge wohl eine Compensation der in dem dioptrischen Apparat des Wirbelthierauges stattfindenden Umkehrung des Netzhautbildes gelegen sein, damit zusammenhängend, dass bei den niederen Wirbelthieren im allgemeinen die Augen seitlich gestellt sind, und dass bei ihnen daher kein gemeinsames Bild der Objecte, wohl aber eine Ergänzung der beiden Bilder insofern stattfindet, als das eine Auge diejenigen Theile eines ausgedehnteren Gegenstandes sieht, die dem andern unsichtbar sind, und umgekehrt. Damit würde zugleich verständlich, dass die Kreuzung in dem Maße zu einer bloß partiellen wird, als die Augen, nach vorn gestellt, ein gemeinsames Gesichtsfeld gewinnen, wie bei vielen höheren Säugethieren und namentlich beim Menschen. RAMON leitet nun aber diese Verhältnisse aus der Voraussetzung ab, dass das Netzhautbild unmittelbar auf die Sehrinde projicirt werde. Denkt man sich nämlich, die seitliche Stellung der beiden Augen sei eine solche, dass sich im rechten genau die Hälfte *a b*, im linken die Hälfte *b c* des Objectes *a b c* (Fig. 97) abbildet, so sind offenbar wegen der Umkehrung der Bilder die beiden Halbbilder der Netzhäute $\alpha\,\beta$ und $\beta\,\gamma$ fehlerhaft zu einander orientirt, wenn wir uns $\beta\,\gamma$ als unmittelbare Fortsetzung von $\alpha\,\beta$ denken, weil dann γ an α, nicht β an β sich anschließt. Findet nun eine totale Kreuzung der Opticusfasern statt, so wird in der Projection auf die

Fig. 97. Schema des binocularen Sehactes bei einem Wirbelthier mit seitlich gestellten Augen und totaler Sehnervenkreuzung.

centrale Sehfläche diese Incongruenz aufgehoben, indem sich jetzt die beiden Hälften des Bildes als Halbbilder genau so wie am äußeren Object an einander fügen lassen ($\alpha' \beta', \beta' \gamma'$). RAMON ist der Meinung, die so durch die optische Construction des Auges nöthig gewordene Sehnervenkreuzung habe den Ausgangspunkt aller weiteren Kreuzungen von Leitungsbahnen gebildet, dem zunächst die motorischen Bahnen der Augenmuskeln, dann die weiteren, wieder mit diesen in Correlation stehenden motorischen und sensorischen Bahnen gefolgt seien[1]. Aber diese sinnreiche Hypothese lässt sich doch, so wahrscheinlich es ist, dass zwischen Sehnervenkreuzung und binocularer Synergie ein Zusammenhang besteht, in dieser Form unmöglich durchführen, weil sie auf Voraussetzungen über die Natur des Sehactes beruht, die mit unserer sonstigen Kenntniss desselben, und die im Grunde auch mit allem dem, was wir über die Beschaffenheit und den Verlauf der Leitungsbahnen und ihre Endigungen in der Hirnrinde wissen, im Widerspruch stehen. Da die Retina selbst, wie oben bemerkt, ein in die Peripherie vorgeschobener Theil des Centralorgans ist, so könnte man es zunächst schon auffallend finden, dass uns die Desorientirung des Bildes auf der Netzhaut nicht stört, dass uns dagegen eine solche auf der Hirnrinde stören soll. Es liegt dem offenbar die Vorstellung zu Grunde, das Bewusstsein residire unmittelbar in der Hirnrinde und nehme hier das Bild der Außenwelt wahr, das darum an dieser Stelle genau der wirklichen Lage der äußeren Objecte entsprechen müsse. Dass die Windungen der Hirnrinde hier schon gewisse Schwierigkeiten machen, hat auch RAMON anerkannt. Man müsste sich daher immer noch mit der Annahme helfen, in jedem individuellen Gehirn würden die durch die Faltungen der Oberfläche entstehenden Desorientirungen der Bilder durch eine merkwürdig genaue Adaptation der Vertheilung der Kreuzungsfasern wieder ausgeglichen. Aber dazu kommt noch eine andere Schwierigkeit. Wenn das Bild auf der centralen Sehfläche genau den räumlichen Eigenschaften der Objecte entspräche, so müsste erwartet werden, dass nicht bloß binocular die durch die Umkehrung des Bildes entstehende Asymmetrie mittelst der Kreuzungen im Chiasma sich ausgleicht, sondern dass auch für jedes einzelne Auge eine analoge Ausgleichung in Bezug auf das Verhältniss von oben und unten stattfände. Was im Netzhautbild oben ist, müsste sich im Sehcentrum unten befinden, und umgekehrt. Die Kreuzung der Opticusfasern zwischen rechts und links würde dann in jedem Sehnerven noch von einer verticalen Kreuzung begleitet sein. Eine solche ist aber nicht nachgewiesen. Auch bei den Fällen von sogenannter corticaler Hemianopsie beim Menschen ist von

[1] RAMON Y CAJAL, Die Structur des Chiasma opticum, S. 22 ff.

ihr nirgends die Rede. Wohl aber ist bemerkenswerth, dass gerade die corticale Hemianopsie in ihren Symptomen viel weniger deutlich ist als die bei Faserunterbrechungen im Tractus opticus und Sehhügel beobachtete, indem dort namentlich kleinere Defecte entweder symptomlos verlaufen oder bloß mit einer Herabsetzung, nicht mit einer völligen Aufhebung der Lichtempfindlichkeit verbunden sein können[1]. Davon müsste offenbar das Gegentheil erwartet werden, wenn für den Sehact vor allem eine ungestörte Reconstruction der Lageverhältnisse des Objectes in der Sehrinde erforderlich wäre. Anderseits ist zu bedenken, dass es für die Auffassung der Gegenstände in aufrechter Lage trotz der optischen Umkehrung ihrer Bilder eine sehr viel einfachere und plausiblere Erklärung gibt, als es eine solche hypothetische Verticalkreuzung sein würde. Sie besteht darin, dass überall, wo das Sehorgan zu einem mit Bildumkehrung verbundenen dioptrischen Apparat geworden ist, auch der Drehpunkt des Auges nicht mehr, wie bei den gestielten Augen der Wirbellosen, hinter dem Auge im Innern des Thierkörpers, sondern in einem Punkte *d* im Auge liegt (Fig. 98). Wenn der Centralpunkt des Sehens im gelben Fleck im Netzhautbilde in der Richtung *α β* von unten nach oben wandert, so bewegt sich demnach der äußere Fixirpunkt am Objecte selbst in der Richtung *a b* von oben nach unten. Durch die Verlegung des Drehpunktes in das Innere des Auges ist also die Umkehrung des Bildes ohne weiteres compensirt; denn nach den vor dem Drehpunkt gelegenen Stellungen und Bewegungen der Fixirlinie fassen wir die Lageverhältnisse der Gegenstände auf, nicht nach den hinter ihm gelegenen oder nach dem Netzhautbilde, dessen Lage uns an und für sich ebenso unbekannt ist wie das Lageverhältniss des hypothetischen Bildes im Sehcentrum, von dem wir nicht einmal wissen, ob es wirklich existirt. Denn an und für sich ist es offenbar viel wahrscheinlicher, dass wir an Stelle desselben ein System von Erregungen anzunehmen haben, das den verschiedenen, gleichzeitig beim Sehen betheiligten sensorischen, motorischen und associativen Functionen entspricht.

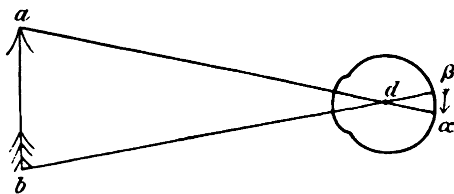


Fig. 98. Verhältniss der Bildlage auf der Retina zu den Bewegungen des Auges.

In der That bietet jene Compensation der Umkehrung des Netzhautbildes durch den monocularen Bewegungsmechanismus des Auges offenbar

[1] v. MONAKOW, Gehirnpathologie. S. 459.

die nächste Analogie für die im binocularen Sehen stattfindende Orientirung des rechten und linken Netzhautbildes zu einander. Auch hier wird sich der Bewegungsmechanismus nicht erst nachträglich dem Verhältniss der hypothetischen Bilder im Sehcentrum angepasst haben, sondern von Anfang an bei der Orientirung im gemeinsamen Sehfelde bestimmend gewesen sein. Für das Sehorgan mit seitlich gestellten Augen besteht nun der wesentliche Charakter des Gesichtsfeldes darin, dass es sich aus zwei ganz von einander verschiedenen Hälften zusammensetzt, die sich bei der idealen Form eines solchen Organs genau in der Mitte berühren. Ein Sehen dieser Art kann man mit RAMON, im Gegensatz zum stereoskopischen, passend ein »panoramisches Sehen« nennen: es beherrscht einen weiten Umkreis, aber es vermittelt nur ein flächenhaftes Bild, keine unmittelbare Tiefenvorstellung. Die richtige Orientirung der beiden Hälften dieses panoramischen Bildes kann ferner nur darauf beruhen, dass ein continuirlich aus der einen in die andere Hälfte des Gesichtsfeldes übertretender Gegenstand in seiner Bewegung keine Discontinuität bietet; und diese Bedingung ist wiederum dann erfüllt, wenn gleich gelegene Augenmuskeln bei der Fortsetzung der Bewegung symmetrisch innervirt werden. Ist das Object von der Blicklinie des rechten Auges in Fig. 97 von *a* bis *b* verfolgt worden, so muss sich also nun von *b* bis *c* die Innervation der Blicklinie des linken Auges continuirlich anschließen, d. h. es muss der Innervation des rechten Rectus internus, dessen Zugrichtung durch die unterbrochene Linie i_1 angedeutet ist, die des linken Rectus internus i_2 derart zugeordnet sein, dass sie unmittelbar dieselbe ablöst, um dann in die Innervation des Externus links e_2 überzugehen. Nun fehlt es zwar an jedem Anlass, im Sehcentrum irgendwie eine Bildentwerfung, die der auf der Netzhaut auch nur entfernt ähnlich wäre, anzunehmen. Dagegen ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Auslösungseinrichtungen für die Uebertragungen sensorischer in motorische Impulse hier in einer gewissen Symmetrie angeordnet sind, derart also, dass, wenn z. B. in der rechten Sehrinde die Auslösungen auf den Rectus externus von einer bestimmten Stelle e' ausgehen, sie in der linken von einer ihr functionell zugeordneten, zur Medianebene symmetrischen e'' ausgehen müssen. Denken wir uns als Ausgangspunkt einer solchen Entwicklung einen Zustand, wie er z. B. in den Sehorganen der Wirbellosen in der Regel verwirklicht sein dürfte, wo die Augen beider Seiten überhaupt in keiner functionellen Beziehung stehen, so werden voraussichtlich in jedem Sehganglion jene Auslösungsapparate, wie alle andern centralen Elemente, symmetrisch zur Medianebene angeordnet sein: was auf der einen Körperseite am weitesten nach rechts liegt, wird dies auch auf der linken thun und vice versa. Sobald nun aber ein Zusammenwirken beider Augen zu einem panoramischen

Sehen der oben gedachten Art eintritt, so würde eine solche symmetrische Anordnung die regelmäßige, den Objecten adäquate Abfolge der Bewegungen beider Augen unmöglich machen. Wie nun die hypothetischen Auslösungsapparate im Sehcentrum angeordnet sind, ist uns, abgesehen von jener wahrscheinlichen Symmetrie in Bezug auf die Medianebene, unbekannt; es ist aber auch für die vorliegende Frage gleichgültig. Nehmen wir der Einfachheit wegen an, die Auslösungspunkte für die Interni seien nach innen, die für die Externi nach außen gelegen, so wird bei der fixirenden Verfolgung des Gegenstandes von *a* nach *c* zuerst der Externus e_1 von einem centralen Punkt e' aus innervirt werden, und von ihm aus wird sich zuerst bei eintretender Action des Internus i_1 die centrale Innervation von e' nach i' bewegen, um dann beim Eintritt des Objectes in das Gesichtsfeld des linken Auges auf i_2 bez. i'' und endlich e_2 und e'' continuirlich überzugehen. Existirte keine Kreuzung, so würde dagegen der einer nasal gelegenen Netzhautstelle entsprechende centrale Auslösungspunkt jederseits nach innen, der einer temporal gelegenen entsprechende nach außen liegen, die Ordnung der Punkte würde also nun von rechts nach links i' e' e'' i'', und die Innervation würde zuerst rechts von innen nach außen wandern, um dann auf das linke Sehcentrum überzuspringen und sich hier in gleichem Sinn zu bewegen. Die die Bewegung beherrschende Ordnung bestimmt aber natürlich auch die Localisation des ruhenden Sehorgans: *b c* wird also als unmittelbare Fortsetzung von *a b* gesehen. Doch geschicht dies nicht deshalb, weil dies die Ordnung ist, in der im Gehirn Bilder der einzelnen Punkte entworfen werden, sondern weil in dieser Ordnung die bei jeder räumlichen Wahrnehmung zusammenwirkenden sensorischen und motorischen Functionen einander entsprechen. Die totale Kreuzung des panoramisch functionirenden Sehorgans ist daher auch muthmaßlich nicht erst von sensorischen auf motorische Gebiete nachträglich übergegangen, sondern sie muss von vornherein als eine beide Gebiete umfassende, das Zusammenwirken derselben vermittelnde Einrichtung angesehen werden.

Erst unter dieser Voraussetzung einer das ganze sensumotorische System umfassenden, an die Zuordnung bestimmter sensorischer und motorischer Punkte gebundenen Einrichtung wird nun auch der sichtliche Zusammenhang begreiflich, in welchem der Uebergang der totalen in die partielle Opticuskreuzung zu dem Uebergang des panoramischen in das stereoskopische Sehen steht. Sobald nämlich die beiden Augen derart nach vorn gerichtet sind, dass ein Theil ihrer Sehfelder zu einem die gleichen Objecte umfassenden gemeinsamen Gesichtsfeld wird, so tritt der wesentliche Unterschied gegen das panoramische Sehen ein, dass die Synergie ihrer Bewegungen, soweit sie von den in der Nähe befindlichen Objecten

dieses gemeinsamen Gesichtsfeldes beherrscht wird, nicht mehr eine lateral symmetrische ist, bei der auf beiden Seiten rechts und rechts, links und links einander entsprechen, sondern dass sie in eine median symmetrische übergeht, bei der Punkte, die beiderseits gleich weit von der Medianebene abliegen, einander homolog sind. Auf die Synergie der Augenbewegungen übertragen bedeutet dies, dass diese beim panoramischen Sehen in der Parallelbewegung, beim stereoskopischen in der Convergenzbewegung der Gesichtslinien besteht. Aus der Vergleichung der Fig. 99 mit der Fig. 97 erhellt ohne weiteres dieses Verhältniss. In der Fig. 97, die den Grenzfall repräsentirt, wo die beiden Sehfelder der seitlich gestellten Augen unmittelbar in einander übergehen, ist der Punkt *b* ihrer Berührung der einzige gemeinsam gesehene Punkt. Gibt man hier dem Object die in Fig. 99 gezeichnete Tiefenrichtung, so bleibt nur dieser eine Punkt des Objects für beide Augen sichtbar. Anders bei dem Sehorgan mit gemeinsamem Gesichtsfeld (Fig. 99). Hier bleibt bei der Tiefenlage des Objectes dieses für beide Augen vollständig sichtbar, indem die Bilder α γ in jedem derselben der ihm zugekehrten Seite des nach der Tiefe ausgedehnten Gegenstandes entsprechen. Damit sind nun aber auch die Bedingungen für die das Object fixirend durchlaufenden Augenbewegungen andere geworden. Diese Bewegungen lösen sich nicht mehr, wie im vorigen Fall, successiv ab, indem das linke Auge die Bewegung da aufnimmt, wo das rechte bei seiner Grenze angelangt ist, sondern die Bewegungen sind simultane geworden: rechtes und linkes Auge durchwandern gleichzeitig den Gegenstand von *a* nach *c* und zurück von *c* nach *a*, und bei diesen Bewegungen sind nicht mehr die zum äußeren Raum, sondern die zur Medianebene des Körpers und demnach auch zu jedem einzelnen Auge symmetrisch gelagerten Muskeln einander zugeordnet: Internus und Internus, Externus und Externus. Damit haben

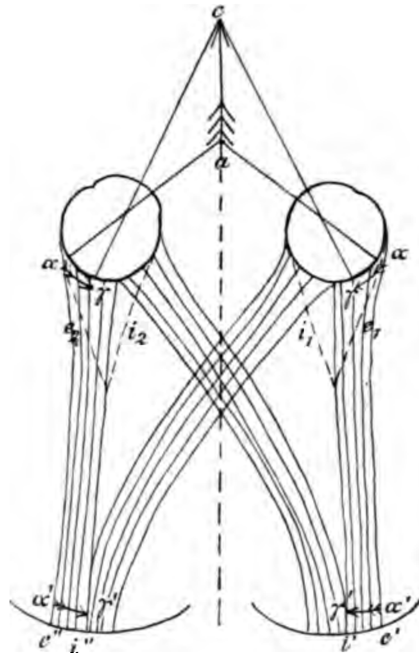


Fig. 99. Schema des binocularen Sehactes beim Menschen und bei den Thieren mit gemeinsamem Gesichtsfeld.

sich auch die Bedingungen für die centralen Auslösungen der Bewegungen durch die Lichtreize umgekehrt. Je weiter ein Netzhautpunkt in jedem Auge nach einwärts gegen die Medianebene liegt, um so weiter liegt der ihm entsprechende Punkt des dem gemeinsamen Gesichtsfeld angehörigen Objectes nach der Tiefe des Raumes entfernt: Reizung eines solchen Punktes in beiden Augen löst daher die Action der Interni bei i' und i'' aus und bewirkt Bewegung in der Richtung $c\ a$ durch symmetrisch verstärkte Convergenz. Wird umgekehrt beiderseits ein Netzhautpunkt gereizt, der sich nach innen der Grenze des Sehfeldes nähert, so durchwandert das binoculare Sehorgan das Object in symmetrisch sich vermindernder Convergenz: es wird die synergische Action der beiden Externi bei e' und e'' ausgelöst. Sofern wir demnach voraussetzen, in den Centralorganen seien die Elemente median symmetrisch angeordnet, so wird auch den Forderungen der Convergenzsymmetrie dann entsprochen sein, wenn die Auslösungsmechanismen der Bewegungsimpulse durch Lichtreize im Sehcentrum der nämlichen Seite die gleiche median symmetrische Anordnung besitzen. Da ferne Punkte im Raum den am weitesten nasal, nahe Punkte den temporal gelegenen Punkten des Netzhautbildes entsprechen, so wird also die Anordnung der Auslösungsmechanismen dann der median symmetrischen Lage der Hirntheile conform sein, wenn die Musculi interni auch im Gehirn nach innen, näher der Medianebene, die Musculi externi dagegen nach außen repräsentirt sind. Trifft dies zu, dann ist aber die dioptrisch entstandene Umkehrung des Bildes gerade die für die Bedürfnisse des Convergenzmechanismus und des stereoskopischen Sehens adäquate, und es ist daher eine Forderung der Anpassung der Sehorgane an diese Bedürfnisse, dass für das ganze Gebiet des gemeinsamen, dem stereoskopischen Sehen dienenden Gesichtsfeldes die Opticusbahnen nicht gekreuzt sind. Auch beim Menschen und bei den über ein gemeinsames Gesichtsfeld verfügenden Thieren hat aber jedes Auge daneben noch sein besonderes, durch die inneren Theile der Netzhaut repräsentirtes Sehfeld, wo nun selbstverständlich die Verhältnisse des panoramischen Sehens und die ihnen entsprechenden Gesetze der Augenbewegungen Platz greifen. Hier ist dann aber auch die für die lateral symmetrischen Functionen der beiden Sehorgane nothwendige Kreuzung der Opticusbahnen und mit diesen die ihrer centromotorischen Auslösungen in derselben Weise wie nach dem Schema der Fig. 97 verwirklicht. In diesem Sinne ist daher die partielle Kreuzung der Opticusbahnen ein treuer Ausdruck der Verhältnisse, die sich einerseits aus dem Zusammenwirken beider Augen im stereoskopischen Sehen, anderseits aus der Coordination ihrer unabhängigen Functionen ergeben. Zugleich wird man aber annehmen dürfen, dass die im Chiasma erfolgende Kreuzung diese functionelle Be-

deutung ebensowohl für die Endigungen der Opticusbahnen im Mittelhirngebiet wie für die den obigen Betrachtungen zunächst zu Grunde gelegten in der Sehrinde besitzt, da nach dem in Fig. 78 (S. 184) dargestellten Schema der Sehnervenleitung gerade hinsichtlich der sensumotorischen Beziehungen diese Centren übereinstimmen.

In keinem der zahlreichen andern Fälle jener vom Rückenmark an sich fortwährend wiederholenden Kreuzungen von Leitungsbahnen sind die functionellen Beziehungen dieser Erscheinung so augenfällig wie bei der Opticuskreuzung. Dennoch wird man daraus noch nicht schließen dürfen, alle andern Kreuzungen seien erst Wirkungen der Opticuskreuzung. Vielmehr wird die gleiche Synergie, die auch für die andern Sinnes- und Bewegungsorgane und namentlich für die Beziehungen zwischen Sinneserregungen und motorischen Reactionen besteht, überall selbständig analoge Wirkungen herbeiführen können, die sich dann allerdings wieder wechselseitig unterstützen mögen. Auf diese relative Unabhängigkeit weist übrigens schon die Thatsache hin, dass bei den niederen Wirbelthieren, wo die Opticuskreuzung eine totale ist, andere Kreuzungen, wie z. B. die der motorischen Bahnen der Skeletmuskeln, weit unvollständiger sind als beim Menschen. Auch bleibt offenbar bei allen Wirbelthieren bis herauf zum Menschen das Rückenmark dasjenige Centralgebiet, in welchem die Leitungsbahnen am meisten die gleichseitige Lage bewahren, wogegen schon in der Medulla oblongata die große Zahl motorischer Functionen von bilateral symmetrischem Charakter, die hier ihre Centren besitzen, wie die der Athmungs-, Kau-, Schluck- und mimischen Bewegungen, eine große Zahl partieller Kreuzungen mit sich führen. Ebenso finden sich solche im Olfactorius- und Acusticusgebiet, wo sie wahrscheinlich wiederum mit motorischen Synergien zusammenhängen.

Innerhalb derjenigen Großhirngebiete, die als Herde complexerer Functionen Associationsbahnen aus verschiedenen Sinnes- und Bewegungscentren aufnehmen, hat sich endlich noch ein vermuthlich mit den Kreuzungen nahe zusammenhängendes Verhältniss ausgebildet, darin bestehend, dass bestimmte Centren zwar in beiden Hirnhälften angelegt sind, aber in der einen zur vorwiegenden Ausbildung gelangen. Dies gilt speciell für das im nächsten Capitel zu erörternde »Sprachcentrum«, welches in der Mehrzahl der Fälle seinen Hauptsitz in gewissen Frontal- und Temporalgebieten der linken Hirnhälfte hat. Da auf dieser linken Seite wegen der Kreuzungen der motorischen Bahnen die Centren für die motorischen Innervationen der rechten Körperseite ihren Sitz haben, so ist zu vermuthen, dass jene Thatsache mit der vorwaltenden Ausbildung der rechtsseitigen Muskulatur und namentlich mit der »Rechtshändigkeit« der meisten Menschen zusammenhängt, einer Erscheinung, die ihrerseits wieder theils

auf der die Bevorzugung der einen Seite mit sich führenden Natur der menschlichen Bewegungen, theils auf der asymmetrischen Lage anderer Körperorgane, namentlich des Herzens, beruhen dürfte.

In der Lehre von den Leitungsbahnen hat bis in die Gegenwart der mit der strengen Localisationstheorie zusammenhängende Gedanke, dass jedes Körperorgan irgendwie in der Hirnrinde seine Vertretung finden müsse, den andern, mindestens ebenso berechtigten, dass alle Theile des Gehirns und ganz besonders auch der Hirnrinde darauf angelegt seien, verschiedene Leitungsbahnen miteinander in Verbindung zu bringen, wohl allzu sehr in den Hintergrund gedrängt. Die strenge Localisationstheorie, wie sie von H. MUNK und von anderen Physiologen und Pathologen vertreten wird, nimmt demzufolge an, die Oberfläche des Großhirns bestehe aus einer Anzahl von Sinnescentren, die eigentlich nur Spiegelbilder der peripheren Sinnesflächen seien, so dass z. B. jedem Punkt der Retina auch ein Punkt der Sehrinde entspreche. Nebenbei werden dann allerdings aushülfsweise, wie wir oben (S. 199 ff.) gesehen haben, in unmittelbarer Nachbarschaft dieser directen Sinnescentren besondere Vorstellungsgebiete angenommen, auf welche die Eindrücke aus jenen directen Centren irgendwie übergehen sollen, um die Entstehung von Erinnerungsvorstellungen begreiflich zu machen. Diese Auffassung bleibt im wesentlichen auch dann unverändert, wenn mit FLECHSIG und RAMON Y CAJAL besondere »Associationscentren« angenommen werden. Denn es scheint die Meinung zu bestehen, wenn auf diese Weise die verwickelteren Functionen selbständigen Centren zugetheilt seien, so bleibe damit den eigentlichen Sinnescentren um so mehr ihr Charakter als unmittelbarer Spiegelungen der Körperperipherie gewahrt. Nun liegt aber, abgesehen von der complexen Natur der Störungen nach Rindenläsionen, eigentlich schon in dem von MEYNERT aufgestellten Princip der mehrfachen Vertretung die Widerlegung dieser Auffassung, bei der die viel wichtigere Seite der centralen Organisation, dass in den Centren die in der Peripherie vielfach getrennten Componenten der Functionen zu einheitlichen Resultanten verbunden werden, zu kurz kommt. Mit Recht hat GOLTZ von frühe an diese Vorstellungsweise, bei der der eigentliche Charakter der centralen Functionen ganz verloren geht, lebhaft bekämpft. Nur freilich sind er und seine Schüler offenbar zu weit gegangen, wenn sie eine Localisation der centralen Functionen auch in dem Sinne leugneten, in welchem eine solche eben doch immer zugleich darin eingeschlossen liegt, dass jene Centralisation niemals eine allseitige ist, sondern zunächst immer nur gewisse Componenten zusammenfasst. Innerhalb dieser Grenzen tritt die Verfolgung der Leitungsbahnen zweifellos für eine gewisse Localisation ein, freilich auch nicht minder, ebenso wie im Grunde schon die Structur der Großhirnrinde, für die überall stattfindende Verbindung der Functionen. Im Hinblick auf diese Verhältnisse kann man wohl sagen, dass die neuere Gehirnanatomie, abgesehen von allen manchmal in ihrer Deutung zweifelhaften functionellen Störungen, eine überwältigende Zahl von Belegen beigebracht hat, um die alte Vorstellung von der Hirnrinde, wonach diese ein Spiegelbild der sämmtlichen peripheren Organe sei, das höchstens durch einige für höhere psychische Bedürfnisse reservirte Specialgebiete ergänzt werde, völlig unmöglich zu machen.

Schwieriger als die Frage nach den eigentlichen Kreuzungen der Leitungsbahnen ist die nach jenen einseitigen Functionsvertretungen zu beantworten, wie sie speciell für die an der Sprache betheiligten Functionen nachgewiesen sind Denn hier handelt es sich, wie es scheint, um eine an sich symmetrische Functionsanlage auf beiden Seiten, bei der aber eine einseitig eingetretene Uebung der einen Hirnhälfte das Uebergewicht verschafft hat. Es liegt nahe, diese verschiedene Ausbildung mit der Rechtshändigkeit der meisten Menschen in Beziehung zu bringen. Auch sind dem entsprechend in mehreren Fällen bei linkshändigen Menschen Sprachstörungen in Folge von apoplektischen Ergüssen in der rechten Hirnhälfte beobachtet worden[1]. Nun scheint, sobald überhaupt eine einseitige Ausbildung eintrat, der Zusammenhang mit der Rechtshändigkeit um so verständlicher zu sein, da bei dem rechtshändigen Culturmenschen das Schreiben eine Function der rechten Hand ist, und bei den mannigfachen Associationen, welche die verschiedenen Sprachfunctionen mit einander verknüpfen, schon die einseitige Ausbildung dieser einen unter ihnen die entsprechenden Localisationen auch der andern mit sich führen konnte. Da aber der Mensch in der Regel mit der rechten Hand schreibt und überhaupt in der mechanischen Beherrschung der rechten mehr geübt ist, so führt dies wegen der Kreuzung der motorischen Leitungsbahnen eine stärkere Uebung der linken Hirnhälfte mit sich, an der nun eben auch die Uebung des Sprachcentrums theilnimmt, während die oft beobachtete Restitution der Sprachfunctionen, ohne dass die centrale Läsion gehoben wurde, neben den sonst möglichen Stellvertretungen speciell auf ein Eintreten der rechten für die linke Hirnhälfte bezogen werden könnte, ähnlich wie ja auch bei den äußeren Organen ein rechtsseitig gelähmter Mensch die linke Hand auf die bis dahin von der rechten ausgeführten Arbeiten, z. B. auf das Schreiben, einüben kann, eine Umgewöhnung, an der natürlich die entsprechenden centralen Einübungen theilnehmen müssen. Es erhebt sich dann nur noch die Frage, warum denn überhaupt die Bevorzugung der rechten Körperseite eingetreten ist. Hierbei wird nun zu erwägen sein, dass die meisten mechanischen Leistungen, in einem gewissen Grade schon das Gehen, eine stärkere Action einer Körperseite begünstigen, und dass, sobald diese Bedingung gegeben war, für die Bevorzugung speciell der rechten Seite wohl die allgemeine Asymmetrie in der Lage der Ernährungsorgane der höheren Thiere maßgebend werden musste. Die einzelnen asymmetrischen Lagerungsverhältnisse sind hier bekanntlich wieder eng unter einander verbunden. Die rechtsseitige Lage der Leber führt es mit sich, dass die großen Behälter des venösen Blutes ebenfalls rechts liegen, wodurch dann dem Arteriensystem die Lage auf der Linken zufällt. In den seltenen Fällen, wo eine entgegengesetzte Lagerung eintritt (beim sogenannten situs transversus viscerum), kehrt darum meist das Lageverhältniss aller asymmetrischen Organe sich um. Die Centralorgane des Kreislaufs sind es nun, die vorzugsweise des Schutzes bedürfen, daher die meisten Säugethiere im Kampf mit ihren Feinden vorzugsweise die rechte Seite nach vorn kehren, eine Gewohnheit, die auf die kräftigere Entwicklung der rechtsseitigen Muskeln begünstigend zurückwirken musste. Beim Menschen macht dann aber wohl die aufrechte Stellung die Centralorgane des Kreislaufs des Schutzes vorzugsweise bedürftig und erleichtert

[1] OGLE, Medico-chirurgical transactions, Vol. 54, 1871, p. 279.

gleichzeitig die Gewährung desselben. Anderseits ist es wahrscheinlich, dass die linksseitige Lagerung der Kreislaufsorgane die Ausbildung der gleichseitigen Gehirntheile begünstigt hat[1]. Da nun der entwickelteren Körperhälfte die entwickeltere Hirnhälfte entsprechen muss, so wird es im allgemeinen begreiflich, dass die peripheren Bahnen der rechten Seite vorzugsweise auf der linken Seite des Centralorgans, jene der linken auf der rechten vertreten sind. Dies vorausgesetzt würde dann möglicher Weise die Kreuzung der Pyramidenbahnen beim Menschen und bei den Säugethieren selbst erst eine Folge dieser durch äußere Bedingungen verursachten asymmetrischen Uebung der Körperorgane und ihrer centralen Vertretungen sein.

Sechstes Capitel.

Physiologische Function der Centraltheile.

1. Methoden der Functionsanalyse.

Wäre uns der Verlauf und Zusammenhang aller nervösen Leitungsbahnen bekannt, so würde zur Einsicht in die physiologische Function der Centraltheile doch eine Bedingung noch fehlen: die Kenntniss des Einflusses, welchen die centrale Substanz auf die Innervationsvorgänge ausübt. Dieser Einfluss lässt sich nur bestimmen, indem man die Function der Centraltheile direct durch die Beobachtung zu ermitteln sucht.

Zwei Wege lassen sich nun einschlagen, um in die verwickelten Functionen der Nervencentren einen Einblick zu gewinnen: man kann entweder die Erscheinungen nach ihrer physiologischen Bedeutung ordnen; oder man kann, von der anatomischen Gliederung ausgehend, die gesonderte Function jedes einzelnen Centraltheils untersuchen. Es versteht sich von selbst, dass der erstere Weg der vorzüglichere sein würde, nicht bloß weil er den physiologischen Gesichtspunkt in den Vordergrund

---

[1] Die Stirnwindungen sollen sich nach GRATIOLET links schneller ausbilden als rechts; am Hinterhaupte scheint das entgegengesetzte stattzufinden (Anatomie comparée du système nerveux, Vol. 2, p. 242). ECKER bezweifelt jedoch die von GRATIOLET angegebenen Unterschiede (Archiv f. Anthropologie, Bd. 3, S. 215), und ebenso konnte W. BRAUNE die Angabe OGLES, dass fast ausnahmslos die linke Hemisphäre schwerer als die rechte sei, nicht bestätigen. (BRAUNE, Archiv f. Anatomie, 1891, S. 253.) Eine leicht zu bestätigende Thatsache ist es dagegen, dass bei allen Primaten die Furchen am Vorderhirn asymmetrischer angeordnet sind als am Occipitaltheil. Auch besitzen nach BROCA die linken Frontalwindungen in der Regel eine verwickeltere Beschaffenheit. Dem entsprechen die Beobachtungen BROCAS und P. BERTS über die Temperaturunterschiede der verschiedenen Kopfregionen beim Menschen, wonach die linke Stirnhälfte durchschnittlich wärmer als die rechte und der Stirntheil wärmer als der Occipitaltheil des Kopfes sein soll. (P. BERT, Société de biologie, 19 Janv. 1879.)

stellt, sondern weil es schon nach der Untersuchung der Leitungsbahnen zweifelhaft ist, ob jedem der Haupttheile, welche die Anatomie unterscheiden lässt, auch ein abgegrenztes Functionsgebiet entspricht. Aber bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist jener physiologische Gesichtspunkt nur sehr unvollständig durchzuführen. Nur bei den zwei niedrigsten Centralorganen, dem Rückenmark und verlängerten Mark, ist er einigermaßen anwendbar, indem sich hier die sämmtlichen Erscheinungen auf zwei physiologische Grundfunctionen zurückführen lassen, auf reflectorische und auf automatische Erregungen, wobei die letzteren oft unmittelbar aus nutritiven Einflüssen, die vom Blute ausgehen, abzuleiten sind. Nun ist es zwar kaum zu bezweifeln, dass aus den nämlichen Grundfunctionen auch die physiologischen Leistungen der höheren Centraltheile hervorgehen; zugleich ist aber hier der Zusammenhang der Erscheinungen ein so verwickelter und die Deutung häufig so unsicher, dass es bis jetzt noch geboten scheint, jedes einzelne Centralgebiet für sich in Bezug auf seine physiologischen Eigenschaften zu prüfen. Demnach wollen wir zunächst eine allgemeine Betrachtung der reflectorischen und der automatischen Erscheinungen voranstellen, wobei zugleich die Functionen der niedrigeren Centralgebiete vollständig erörtert werden können; hieran soll dann die Untersuchung des Gehirns und seiner Theile in der Reihenfolge von unten nach oben sich anschließen. Wir werden aber hier diejenigen Gebilde übergehen können, die, wie die Brücke, der Hirnschenkel, der Stabkranz, wesentlich nur der Leitung der Innervationsvorgänge bestimmt sind, und darum schon im vorigen Capitel ihre Erledigung fanden.

Die Methoden, die bei der functionellen Prüfung der Centralorgane zur Anwendung kommen, fallen nun im allgemeinen mit den bei der Erforschung der Leitungsbahnen befolgten zusammen, nur dass die anatomische Untersuchung, die bei dieser im Vordergrund steht, hier, wo es sich um die Leistungen der Theile handelt, selbstverständlich bloß eine Nebenrolle spielen kann. Dagegen sind der physiologische Versuch und die pathologische Beobachtung gleichzeitig zu Rathe zu ziehen, und bei beiden kann es sich wieder um Reizungs- oder um Ausfallssymptome handeln. Hier bringen es dann die näheren Bedingungen der Erscheinungen mit sich, dass bei dem allgemeinen Studium der Reflexe und der automatischen Erregungen vorzugsweise Reizversuche benutzt werden, während sich die functionelle Analyse der einzelnen Hirntheile fast allein auf die Ausfallssymptome stützen muss.

2. Reflexfunctionen.

a. Rückenmarksreflexe.

Die einfachste Form centraler Function ist die Reflexbewegung. Sie ist der einfachen Leitung der Reizungsvorgänge noch am meisten verwandt. Insofern er eine besondere Form der Leitung ist, haben wir den Reflexvorgang im vorigen Capitel besprochen. Aber schon bei ihm kommt der Einfluss der centralen Substanz in mehrfacher Weise zur Geltung. Zunächst werden die Reflexe nicht wie die Reizungsvorgänge in den Nervenfasern nach beiden Seiten, sondern nur in der einen Richtung von der sensorischen nach der motorischen Bahn hin geleitet, eine Thatsache, die, wie früher ausgeführt wurde, sehr wahrscheinlich mit der doppelten Ursprungsform der Nervenfortsätze in den motorischen Zellen zusammenhängt[1]. Sodann machen sich bei den Reflexen in ihrer Abhängigkeit von den Reizen, durch die sie ausgelöst werden, deutlich die eigenthümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der grauen Substanz geltend. Schwache und kurz dauernde Reize rufen meistens keine Reflexbewegungen hervor; sobald diese aber eintreten, können sie die durch den gleichen Reiz bewirkte directe Muskelzuckung an Stärke und Dauer weit übertreffen. Endlich spricht sich die centrale Natur dieser Vorgänge in der Abhängigkeit aus, in der sich die Reflexcentren von andern centralen Gebieten, mit denen sie in Verbindung stehen, befinden. So beobachtet man, dass durch Wegnahme des Gehirns die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wird. Von den höheren Centralorganen scheinen also fortwährend hemmende Wirkungen auszugehen, welche die Reizbarkeit der tiefer gelegenen Reflexcentren vermindern. Eine noch stärkere Hemmung erfahren meist die Reflexcentren, wenn andere sensorische Centraltheile, mit denen sie zusammenhängen, gleichzeitig gereizt werden. Der durch Erregung einer sensibeln Rückenmarkswurzel oder ihrer peripheren Ausbreitung ausgelöste Reflex wird also z. B. gehemmt, wenn man gleichzeitig die Hinterstränge des Rückenmarks, die Vier- und Sehhügel, oder eine andere sensible Wurzel, oder endlich auch periphere Organe reizt, in denen Empfindungsnerven sich ausbreiten. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der Einfluss der Großhirnhemisphären demselben Gebiet von Erscheinungen zugehört, indem auch er wahrscheinlich von den Endigungen der sensorischen Leitungsbahnen in der Hirnrinde ausgeht. In der That werden besonders intensive Hemmungen der Reflexe bei Säugethieren dann beobachtet, wenn direct auf die centrosensorischen

[1] Siehe oben S. 35, 93.

Gebiete der Hirnrinde Reize einwirken[1]. Hiernach dürfte der Mechanismus der Reflexhemmung überall ein übereinstimmender sein: Reflexe werden gehemmt, wenn die sensorischen Zellen, die ihre Erregung auf motorische übertragen sollen, gleichzeitig von andern sensorischen Gebieten her in einer gewissen Stärke erregt werden. Doch ist diese Hemmungswirkung an die Bedingung gebunden, dass die Gebiete, deren Reizungen interferiren, räumlich hinreichend von einander entfernt sind. Werden benachbarte empfindende Theile oder ihnen entsprechende Nervenbahnen gereizt, so nähert sich der Erfolg dem einer Summation der Reizungen der gleichen sensorischen Theile: es tritt also nun umgekehrt Verstärkung der Erregungen durch ihre Interferenz ein. Endlich können auch noch die Reflexerregungen durch die in ihre eigene Bahn eingeschalteten centralen Elemente Hemmungen erfahren. In diesem Sinne ist es wohl zu deuten, dass Reize, welche die Hautausbreitungen der sensibeln Nerven treffen, wirksamer sind als solche auf die Nervenstämme, und dass dagegen die Nervenwurzeln nach ihrem Durchtritt durch das Spinalganglion wieder reizbarer werden. Danach muss man annehmen, dass einerseits die im Sinnesorgan stattfindende Faserzersplitterung die Reizbarkeit erhöht, während umgekehrt die in der Spinalganglienzelle anlangende Erregung hier wieder eine gewisse Hemmung erfährt, ein Verhältniss, durch welches bewirkt wird, dass der Nervenstamm ein relatives Minimum von Reflexerregbarkeit besitzt[2]. Auch für die Erklärung dieser Verhältnisse bieten wohl die für die Wechselbeziehungen erregender und hemmender Wirkungen geltenden Principien der Nervenmechanik sowie die ihnen wahrscheinlich parallel gehenden morphologischen Differenzirungen der centralen Elemente die allgemeinen Gesichtspunkte dar[3].

Zahlreiche Erscheinungen zeigen ferner, ebenfalls in Uebereinstimmung mit den allgemeinen Principien der Nervenwirkung, dass die einzelne auf einen sensibeln Reiz auftretende Reflexerregung keineswegs ein Vorgang ist, der einen Zustand absoluter Nichterregung in den Nervenelementen unterbricht, sondern dass der Zustand, den wir als »Ruhe« bezeichnen, selbst schon in einem meist wohl um eine gewisse Gleichgewichtslage oscillirenden Zustande besteht, in welchem erregende und hemmende Kräfte derart gegen einander abgeglichen sind, dass im allgemeinen wohl ein geringes Uebergewicht dauernder Erregung vorhanden ist, das sich aber unter besonderen Bedingungen, namentlich unter dem Einfluss antagonistischer Wirkungen, in ein solches dauernder Hemmung umwandeln kann. Auf diese Weise erhebt sich der einzelne vorübergehende Reflexvorgang über

[1] H. E. HERING und SHERRINGTON, PFLÜGERS Archiv, Bd. 68, 1897, S. 222.
[2] Vgl. oben S. 82.
[3] Vgl. oben Cap. III, S. 74, 89 ff.

einem Reflextonus, dessen Wirkungen sichtbar werden, sobald die sensibeln Bahnen, in denen die reflexerregende Dauerinnervation geleitet wird, unterbrochen werden. So stellen sich bei Thieren in Folge von Durchschneidung der sensibeln Wurzeln einer Extremität lähmungsartige, atonische Zustände ein, die aber weder den Einfluss von Willensimpulsen auf die atonischen Muskeln noch die Mitbewegungen derselben hindern[1]. Auf die Größe und Vertheilung solcher tonischer Reflexerregungen scheinen dann zugleich die mannigfachen Bedingungen von regulatorischem Einflusse zu sein, unter denen sich die Organe in Folge ihrer Function befinden. Demnach können die Reflexreize, die vorübergehende Reflexbewegungen auslösen, je nach dem Zustand des vorausgehenden Tonus und der verschiedenen Vertheilung erregender und hemmender Kräfte ganz abweichende Erfolge haben: so beobachtete SHERRINGTON bei Thieren, denen das Rückenmark im Halstheil durchschnitten war, Streckreflexe, wenn sich das Bein in der Flexionsstellung befand, und dagegen Beugereflexe, wenn es gestreckt war. Aus diesem Einfluss variabler Verhältnisse der tonischen Dauererregungen auf die einzelnen Reflexbewegungen erklärt es sich dann wohl auch, dass das oben (S. 159) erörterte Gesetz der Ausbreitung der Reflexe mit wachsender Reizstärke Abweichungen darbieten kann, indem sich eben mit den allgemeinen und relativ constanten Bedingungen der Reflexleitung solche aus der wechselseitigen Regulation der Empfindungen und Bewegungen entspringende variablere Einflüsse verbinden[2].

b. Oblongata- und Mittelhirnreflexe.

Von verwickelterer Beschaffenheit als die Rückenmarksreflexe sind im allgemeinen diejenigen Reflexe, die dem verlängerten Mark angehören. Namentlich ist dieses Organ der Sitz einer Anzahl zusammengesetzter Reflexe, denen bei verschiedenen physiologischen Functionen eine wichtige Rolle zukommt. Hierher gehören die Bewegungen des Ein- und Ausathmens sowie einige mit ihnen nahe zusammenhängende Vorgänge, wie das Husten, Niesen, Erbrechen, ferner die Muskelwirkungen beim Schluckacte, die mimischen Bewegungen, die Herzbewegungen und die Gefäßinnervation. Viele dieser Reflexe stehen in naher Wechselbeziehung, worauf schon der Umstand hinweist, dass ihre peripheren Bahnen vielfach in den nämlichen Nervenstämmen verlaufen. Einzelne der genannten Vorgänge, wie die Athmungs- und Herzbewegungen, erfolgen, da sie gleichzeitig von andern Ursachen abhängen, auch dann noch, wenn die Reflex-

[1] MOTT and SHERRINGTON, Proc. of the Roy. Soc. Vol. 57, 1895, p. 481. CH. BASTIAN, ebend. Vol. 58. p. 89.
[2] SHERRINGTON, THOMPSON YATES labor. report. Vol. 1, p. 45, 175.

bahnen unterbrochen sind; die Vorgänge unterliegen daher in diesem Fall nur dem mitbestimmenden Einflusse des Reflexes. Andere, wie die Schluckbewegungen, scheinen reine Reflexe zu sein, indem sie durch Unterbrechung der sensibeln Leitung zu dem Reflexcentrum aufgehoben werden, auch wenn die motorische Leitung zu den Muskeln, die der betreffenden Bewegung vorstehen, unversehrt geblieben ist. Alle diese Reflexe unterscheiden sich aber von den Rückenmarksreflexen dadurch, dass die sensibeln Reize in der Regel sogleich auf eine größere Zahl motorischer Bahnen übergehen. Viele sind von vornherein bilateral, breiten sich nicht erst bei starken Reizen auf die andere Seite aus. So sind an den Athembewegungen, welche durch Erregung der Lungenausbreitung des zehnten Hirnnerven ausgelöst werden, motorische Wurzeln betheiligt, die beiderseits aus der medulla oblongata sowie aus dem Hals- und Brusttheil des Rückenmarks entspringen. Zugleich ist die Athembewegung das Beispiel eines Reflexes, der vermöge einer Art von Selbststeuerung den Grund zu einer fortwährenden rhythmischen Wiederholung in sich trägt. Während das Zusammensinken der Lunge bei der Exspiration reflectorisch die Inspiration in Wirkung versetzt, erregt umgekehrt die Aufblähung derselben bei der Inspiration die Exspirationsmuskeln. Ist der bei der Einathmung stattfindende Reflexantrieb der Exspiratoren zu schwach, um eine active Anstrengung derselben hervorzubringen, so hemmt er nur die antagonistischen Inspiratoren. Dies ist der Fall bei der gewöhnlichen ruhigen Athmung, bei der bloß die Inspiration, nicht die Exspiration mit activer Muskelanstrengung verbunden ist. Durch eine andere Weise der Selbstregulirung scheint bei den Schluckbewegungen die regelmäßige Aufeinanderfolge vermittelt zu sein. Der Act des Schluckens besteht in Bewegungen des Gaumensegels, des Kehlkopfs, des Schlundes und der Speiseröhre, die, sobald ein Reiz auf die Schleimhaut des weichen Gaumens einwirkt, in regelmäßiger Zeitfolge sich an einander reihen. Vielleicht wird in diesem Fall die Succession der Bewegungen dadurch bewirkt, dass die Reizung des weichen Gaumens zunächst nur die Bewegung der Gaumenmuskeln auslöst, worauf die letztere selbst wieder ein Reiz ist, der reflectorisch die Hebung des Kehlkopfes und die Contraction der Schlundmuskeln hervorbringt. So sind wahrscheinlich alle diese Reflexe des verlängerten Marks, deren nähere Schilderung übrigens in die Physiologie gehört, ausgezeichnet durch die Combination von Bewegungen zur Erzielung bestimmter Effecte, wobei die Art der Combination oft durch eine Selbstregulirung zu stande kommt, die in der wechselseitigen Beziehung mehrerer Reflexmechanismen begründet liegt. Eine weitere bemerkenswerthe Eigenschaft dieser Reflexe besteht darin, dass die motorische Bahn einer bestimmten Reflexbewegung zuweilen noch mit einer zweiten sensibeln Bahn

in Verbindung steht, von der aus nun die nämliche Bewegung angeregt werden kann. Insbesondere von den Centren der Athmung erstrecken sich solche sensorische Seitenbahnen, durch die das combinirte Zusammenwirken der Respirationsmuskeln auch noch zu andern Zwecken als denen der Luftfüllung und Luftentleerung der Lunge nutzbar gemacht wird. Hierher gehört die Verbindung der sensibeln Nerven der Kehlkopf- und Luftröhrenschleimhaut (des obern und theilweise auch des untern Kehlkopfnerven) sowie der in der Nase sich ausbreitenden Zweige des fünften Hirnnerven mit dem Centrum der Exspiration. Reizung jener sensibeln Gebiete bewirkt zuerst Hemmung der Einathmung und dann heftige Ausathmung. Der letzteren geht aber, weil die unten zu erwähnenden Einflüsse automatischer Erregung fortdauern, eine kräftige Inspiration als nächste Folge der entstandenen Hemmung voran. So sind demnach Husten und Niesen Exspirationsreflexe, die aber nicht von dem sensibeln Gebiet der Ausbreitung des Lungenvagus aus erregt werden, von dem der gewöhnliche Antrieb zur Exspiration ausgeht. Beide unterscheiden sich dadurch, dass die Reizung der Nasenäste des Trigeminus neben den Respirationsmuskeln zugleich den motorischen Angesichtsnerven, den Facialis, zum Reflex anregt. Hierdurch bildet dieser Reflex den unmittelbaren Uebergang zu den mimischen Reflexen des Lachens, Weinens, Schluchzens u. s. w., bei denen sich ebenfalls die Antlitz- mit den Respirationsmuskeln zu combinirter Thätigkeit vereinigen[1]. Wie von dem Centrum der Exspiration eine sensible Seitenbahn zur Schleimhaut der Luftwege geht, so führt eine ähnliche vom Centrum der Inspiration zur allgemeinen Körperbedeckung. Man erklärt sich auf diese Weise die Inspirationsbewegungen, welche starke Reizung, namentlich Kältereizung der Haut herbeiführt.

Aber nicht nur ist insgemein in der medulla oblongata eine bestimmte motorische Reflexbahn mit verschiedenen sensorischen Bahnen verknüpft, sondern es kann auch umgekehrt eine und dieselbe sensorische Bahn mit mehreren Reflexcentren in Verbindung treten, so dass bei ihrer Reizung verschiedenartige Bewegungsreflexe gleichzeitig entstehen. Hierher gehören schon die erwähnten mimischen Reflexe, bei denen sich Athmungs- mit Antlitzbewegungen combiniren. Durch eine ähnliche Beziehung kommt theilweise die Wechselwirkung der Athmungs- und Herzbewegungen zu stande. Zum Herzen gehen zweierlei Nervenbahnen, welche die Schlagfolge desselben in entgegengesetzter Weise verändern: Beschleunigungsnerven, die die Frequenz der Herzschläge erhöhen, und Hemmungsnerven,

[1] Diese sowie die übrigen mimischen Reflexe werden wegen ihrer vorwiegend psychologischen Bedeutung bei den Ausdrucksbewegungen (Abschnitt IV) erörtert.

die sie vermindern oder das Herz gänzlich zum Stillstande bringen. Beide können reflectorisch erregt werden; aber bestimmte sensible Bahnen stehen mit dem Centrum der Beschleunigungsfasern, die sich in den Rückenmarksnerven für das letzte Hals- und erste Brustganglion des Sympathicus zum Herzen begeben, andere mit dem Centrum der Hemmungsfasern, die vorzugsweise in den Herzästen des Vagus verlaufen, in nächster Verbindung. So bewirkt Reizung der meisten sensibeln Nerven, namentlich der Hautnerven, der Kehlkopfnerven, der Eingeweidenerven, Hemmung, Reizung der in die Muskeln tretenden sensibeln Fäden Beschleunigung des Herzschlags; die letztere Thatsache erklärt die gesteigerte Herzaction, die allgemeine Muskelanstrengungen begleitet. Von ähnlich entgegengesetztem Einflusse sind die Bewegungen der Lunge: ihr Aufblähen beschleunigt, ihr Zusammensinken vermindert die Herzfrequenz. Deshalb sind die Athembewegungen regelmäßig von Schwankungen des Pulses begleitet, indem dessen Häufigkeit bei der Inspiration zu-, bei der Exspiration abnimmt. In Folge dieses Wechsels wird aber die Blutbewegung im ganzen durch verstärkte Athembewegungen beschleunigt. Eine ähnliche Wechselwirkung findet sich zwischen den Reflexbeziehungen der Herz- und Gefäßinnervation. Die Gefäße sind gleich dem Herzen von bewegenden und hemmenden Nerven beeinflusst, die beide reflectorisch erregt werden können. Die Reizung der meisten sensibeln Nerven löst den Bewegungsreflex aus, wirkt also auf jene Nervenfasern, die, da sie die kleinen arteriellen Blutgefäße verengern und so in den größeren Arterien Erhöhung des Blutdrucks hervorbringen, die pressorischen Fasern genannt werden; nur die der gereizten Hautstelle selbst zugehörigen Gefäße pflegen sich sogleich oder nach einer rasch vorübergehenden Verengerung zu erweitern und so die Hyperämie und Röthe der gereizten Theile zu veranlassen. Aber einzelne sensible Gebiete gibt es, die umgekehrt mit den hemmenden oder depressorischen Fasern der Gefäße in directem Reflexzusammenhang stehen, deren Reizung also ausgebreitete Erweiterung der kleineren Gefäße nach sich zieht. Hierher gehören namentlich gewisse Fasern des Vagus, die im Herzen selbst als dessen sensible Nerven sich ausbreiten, Fasern, die wahrscheinlich speciell dieser durch den Reflex vermittelten Wechselwirkung zwischen Herz- und Gefäßinnervation bestimmt sind. Die normale physiologische Reizung derselben muss nämlich bei gesteigerter Herzaction eintreten. Eine solche bewirkt nun Erhöhung des Blutdrucks und stärkere Bluterfüllung des arteriellen Systems, Wirkungen, die nur compensirt werden können durch eine Erweiterung der kleinen Arterien, welche dem Blute den Abfluss in die Venen gestattet und damit gleichzeitig den arteriellen Blutdruck herabsetzt. So stehen alle diese Reflexe des verlängerten Marks in einer Wechsel-

wirkung, vermöge deren sich die von jenem Centralorgan abhängigen Functionen gegenseitig reguliren und unterstützen. Ein heftiger Kältereiz auf die äußere Haut bewirkt reflectorisch Inspirationskrampf und Herzstillstand. Der Gefahr, die hierdurch dem Leben droht, wird aber gesteuert, indem die ausgedehnte Lunge reflectorisch Exspiration und Beschleunigung der Herzbewegungen erregt, während gleichzeitig die Reizung der Haut durch einen weiteren Reflex Verengerung der kleineren Arterien herbeiführt und so die allzu weit gehende Entleerung des still stehenden Herzens verhütet. Dabei haben in vielen dieser Fälle, ebenso wie zum Theil schon bei den vom Rückenmark ausgehenden Reflexen, diese centralen Uebertragungen lediglich eine regulatorische Bedeutung, insofern schon in den peripheren Organen directe Innervationswirkungen, sei es durch besondere in ihnen vorhandene Ganglienzellen, sei es vermöge der excitomotorischen Eigenschaften der Muskelfasern selbst, stattfinden, die dann nur durch das hinzutretende System der Rückenmarks- und Oblongatareflexe in erregendem oder hemmendem Sinne beeinflusst werden können[1].

Wahrscheinlich sind die Nervenkerne des verlängerten Marks samt den zwischen ihnen verlaufenden Centralfasern als die hauptsächlichsten Reflexcentren dieses Organs zu betrachten. Die complicirte Beschaffenheit seiner Reflexe scheint sich hinreichend aus den anatomischen Bedingungen jener Nervenkerne zu erklären. Indem dieselben im allgemeinen strenger von einander isolirt sind, als die Ursprungscentren der Rückenmarksnerven, dafür aber bestimmte Kerne durch besondere Centralfasern unter einander sowie mit Fortsetzungen der Rückenmarksstränge näher verknüpft werden, erklärt sich wohl die in sich abgeschlossenere, auf einzelne Zwecke gerichtete Natur der Oblongatareflexe. Da sich Rückenmarksfasern in größerer Zahl an den Reflexen der Oblongata betheiligen, so ist es wahrscheinlich, dass sich jene Fasern zunächst in grauer Substanz sammeln und dann erst von dieser aus mit den ihnen zugeordneten Nervenkernen in Verbindung treten. So werden also vielleicht die motorischen Respirationsfasern in einem besonderen Ganglienkern gesammelt, der mit dem Vaguskern in Verbindung steht. Manchen der zerstreuten grauen Massen in der reticulären Substanz dürfte eine solche Bedeutung zukommen. Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, dass so complicirte Bewegungen wie die Athem-, Schluck- und mimischen Bewegungen je einen einzigen Ganglienkern als ihnen eigenthümliches Reflexcentrum besitzen. Abgesehen

[1] Vgl. speciell hinsichtlich der relativen Autonomie der Herzbewegungen TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv für Physiologie, Bd. 56, 1894, S. 149, hinsichtlich der autonomen Functionen der in das Gebiet der Rückenmarksreflexe gehörenden Bewegungen GOLTZ und EWALD, ebend. Bd. 63, 1897, S. 362.

nämlich davon, dass derartige Centren für complicirte Reflexe nicht nachgewiesen werden konnten, widerstreitet die Natur jener Bewegungen selbst dieser Annahme. So müssen wir für die Athembewegungen augenscheinlich zwei Reflexcentren voraussetzen, eines für die In-, ein anderes für die Exspiration. Gewisse mimische Bewegungen, wie Lachen, Weinen, erklären sich viel anschaulicher, wenn man eine Reflexverbindung annimmt, die gewisse sensible Bahnen gleichzeitig mit den Respirationscentren und bestimmten Theilen des Facialiskernes verbindet, als wenn man ein besonderes Hülfsganglion statuirt, das die complicirten Bewegungen direct zur Ausführung bringt. Ebenso sind die Schluckbewegungen, analog den Athembewegungen, aus dem Princip der Selbstregulirung abzuleiten, indem man voraussetzt, dass der erste Bewegungsact des ganzen Vorganges zugleich den Reflexreiz für den nächsten, dieser für den weiter folgenden mit sich führt.

Unter den vier sogenannten specifischen Sinnesreizen sind es hauptsächlich zwei, die von sensiblen Nerven aus Reflexe vermitteln: die Geschmackseindrücke und der Lichtreiz. Die ersteren stehen in Reflexbeziehung zu den Bewegungen des mimischen Ausdrucks, Reflexen, von denen einzelne sich, wie schon bemerkt, leicht mit Athmungsreflexen combiniren, woraus auf eine nähere Verbindung der entsprechenden Reflexcentren geschlossen werden kann. Der Lichtreiz verursacht regelmäßig einen doppelten Reflex: erstens Schließung des Augenlids mit Richtung beider Augen nach innen und oben, und zweitens Verengerung der Pupille; beide Reflexe sind bilateral, doch ist bei schwächeren Erregungen die Bewegung auf der gereizten Seite die stärkere. Vom Hör- und Riechnerven werden Reflexe im Gebiet der zugehörigen äußeren Sinneswerkzeuge ausgelöst, zu denen sich bei stärkeren Reizen entsprechende Bewegungen des Kopfes hinzugesellen. Beim Menschen beschränken sich die nächsten Gehörsreflexe meistens auf die Contractionen des Trommelfellspanners, die wohl jede Schallreizung begleiten; reflectorische Bewegungen des äußern Ohrs sind dagegen bei vielen Thieren deutlich zu beobachten.

Die Fähigkeit, bei starkem Reiz oder gesteigerter Reizbarkeit ausgebreitetere Reflexe hervorzubringen, die über das Gebiet der engeren Reflexverbindung hinausgreifen, ist bei den Hirnnerven bestimmter ausgebildet als bei den Rückenmarksnerven. Beim Sehnerven verbindet sich der Reflex auf die den Augapfel bewegenden Muskeln bei gesteigerter Reizung mit den entsprechenden Muskeln der Kopfbewegung, der Facialisreflex auf den Schließmuskel des Auges kann von Mitbewegungen der übrigen mimischen Antlitzmuskeln begleitet sein. Eine größere Ausdehnung können die von den Geschmacksnervenfasern ausgehenden Reflexe gewinnen,

indem sie außer dem Antlitznerven leicht auch das Vaguscentrum ergreifen. Meist auf ihr ursprüngliches Reflexgebiet beschränkt bleibt die Reizung der sensibeln Respirationsnerven. Die stärkste Erregung der centralen Stränge des Lungenvagus bewirkt neben dem Inspirationstetanus keine weiteren Reflexe. Erheblicher sind die Reflexverbindungen der exspiratorischen Fasern. Reizung der sensibeln Kehlkopfnerven, namentlich ihrer peripheren Enden, ergreift leicht auch die Muskeln des Antlitzes und der oberen Extremität. In die allseitigste Reflexbeziehung ist aber der mächtigste sensible Hirnnerv, der Trigeminus, gesetzt. Zunächst greift seine Reizung auf seine eigne, die Kaumuskeln versorgende motorische Wurzel, dann auf den Antlitznerven, die Respirationsnerven und endlich auf die gesammte Muskulatur des Körpers über. Dieses Verhalten erklärt sich leicht einerseits daraus, dass der Trigeminus unter allen Empfindungsnerven die größte sensible Fläche beherrscht, und dass daher auch seine Nervenkerne ein weites Gebiet einnehmen, das zu vielseitigen Verbindungen mit motorischen Ursprungscentren Veranlassung gibt; anderseits kommen die speciellen Lagerungsverhältnisse seiner Kerne in Rücksicht. Die oberen dieser Kerne sind nämlich über die eigentliche medulla oblongata hinauf in die Brücke verlegt, in jenes Gebilde also, in welchem die aufsteigenden Markstränge unter Interpolation grauer Substanz zu den verschiedenen Bündeln des Hirnschenkels sich ordnen. Verletzungen des verlängerten Marks und der Brücke in der Nähe der Quintuskerne haben daher allgemeine Reflexkrämpfe im Gefolge, wobei übrigens an diesen auch die Reizung anderer sensibler Wurzeln der medulla oblongata betheiligt sein mag[1].

c. Zweckmäßigkeit der Reflexe. Ausdehnung der Reflexerscheinungen.

Die Reflexerscheinungen tragen den Charakter der Zweckmäßigkeit an sich. Bei den Oblongatareflexen erhellt dies unmittelbar aus der oben gegebenen Schilderung ihrer Bedingungen und ihres geordneten Zusammenwirkens. Auch bei den Rückenmarksreflexen ist aber der Charakter einer gewissen Zweckmäßigkeit meist zu erkennen. Wenn z. B. eine Hautstelle gereizt wird, so bewegt das Thier den Arm oder das Bein in einer Weise, die sichtlich auf die Entfernung des Reizes gerichtet ist; wird der Reflex stärker, so betheiligt sich zunächst die gegenüberliegende Extremität in entsprechendem Sinne, oder das Thier führt eine Sprungbewegung aus, durch die es der Einwirkung des Reizes zu entfliehen scheint. Nur wenn die Bewegungen einen krampfhaften Charakter

[1] NOTHNAGEL, VIRCHOWS Archiv, Bd. 44, S. 4. BINSWANGER, Arch. f. Psych., Bd. 19, S. 759.

annehmen, wie es bei sehr starken Reizen oder gesteigerter Erregbarkeit vorkommt, verlieren sie diesen Ausdruck der Zweckmäßigkeit. Der letztere hat nun die Frage veranlasst, ob die Reflexe überhaupt als mechanische Erfolge der Reizung und ihrer Ausbreitung in dem Centralorgan, oder aber als Handlungen von psychischem Charakter anzusehen seien, die als solche, ähnlich wie die willkürlichen Bewegungen, einen gewissen Grad von Bewusstsein voraussetzen lassen. In dieser Form ist die Frage offenbar falsch gestellt. Dass die Einrichtungen des Centralorgans, ähnlich denjenigen einer mit umfassenden Selbstregulirungen versehenen Maschine, zweckmäßige Erfolge mit mechanischer Nothwendigkeit herbeiführen, daran kann, namentlich angesichts der in hohem Grade zweckmäßigen und dennoch auf bestimmten mechanischen Bedingungen beruhenden Beschaffenheit der Oblongatareflexe, nicht wohl gezweifelt werden. Auch ist es selbstverständlich nicht ausgeschlossen, dass ein Empfindungsreiz gleichzeitig eine Reflexbewegung und eine Empfindung oder Vorstellung auslösen kann. Darum darf nicht ohne weiteres in der Abwesenheit irgend welcher Bewusstseinsvorgänge das Kriterium eines Reflexes gesehen werden. Anderseits freilich würde sich der Begriff des letzteren ins ungemessene erweitern und nahezu über alle thierischen Bewegungen ausdehnen, wenn man jede durch irgend einen sensiblen Reiz im Centralorgan ausgelöste Bewegung einen Reflex nennen wollte. Wenn ich z. B. eine willkürliche Bewegung ausführe, um ein gesehenes Object zu ergreifen, so entspricht auch eine solche Willenshandlung dem allgemeinen Schema einer durch einen sensibeln Reiz ausgelösten Bewegung. Dennoch fehlt hier offenbar ein gerade für die Reflexe specifisches Merkmal, das für ihre Unterscheidung ursprünglich maßgebend war, und ohne das die Unterscheidung jeden Sinn verliert. Dieses Merkmal besteht darin, dass die auf einen sensibeln Reiz im Centralorgan vermittelte Bewegung nicht als eine psychisch verursachte erscheinen darf, dass also die durch den Reiz erzeugte Vorstellung nicht für das eigene Bewusstsein des Handelnden das Motiv der äußeren Bewegung ist. Darum ist es ein Reflex, wenn ich unwillkürlich auf einen empfundenen Hautreiz reagire, so lange nur die Empfindung eine bloß zufällige Begleiterscheinung der Bewegung bleibt, so lange also die Bewegung auch ohne die begleitende Empfindung genau in derselben Weise erfolgen würde. Es ist dagegen kein Reflex, wenn ich den reizenden Gegenstand, der meine Hand berührt, willkürlich ergreife; denn hier ist die Bewegung für den Handelnden an den Bewusstseinsvorgang gebunden. Natürlich kann es im einzelnen Fall, namentlich bei der objectiven Beobachtung von Handlungen, schwer sein, zu entscheiden, ob eine gegebene Bewegung in diesem Sinne ein Reflex sei oder nicht. Aber in dieser praktischen Schwierigkeit kann doch kein

Grund liegen, jenes die Reflexe von anderen Handlungen unterscheidende Kriterium, dass sie den psychisch bedingten Bewegungen durch ihre Zweckmäßigkeit verwandt, von ihnen aber eben in dem Mangel psychischer Mittelglieder verschieden sind, überhaupt beseitigen zu wollen. Denn gerade dieses Kriterium ist es, das die Reflexe zu einer wohl unterscheidbaren, charakteristischen Classe thierischer Bewegungen macht. Als ein mit dem psychischen Moment nahe zusammenhängendes, aber natürlich nicht überall zutreffendes Merkmal kann dann außerdem dies gelten, dass die Reflexe unmittelbar nach der Einwirkung sensibler Reize erfolgen, während bei psychisch bedingten Bewegungen eine kürzere oder längere Zwischenzeit verfließen kann. Das nämliche gilt von andern objectiven Merkmalen, wie z. B. der möglichen Wahl zwischen verschiedenen Mitteln, Merkmalen, die, weil sie keineswegs bei allen psychisch vermittelten Bewegungen zutreffen, zum Theil aber auch, weil der zweckmäßige Charakter der Reflexe hier der Deutung einen gewissen Spielraum bietet, nicht immer anwendbar sind.

Lässt man die angegebenen Kennzeichen als solche gelten, welche die Reflexe empirisch als wohl unterscheidbare Gruppe abgrenzen, so ergibt sich nun, dass sich die centrale Reflexregion beim Menschen und den ihm ähnlichen höheren Thieren wahrscheinlich nicht über das Mittelhirngebiet nach aufwärts erstreckt. Sobald ein sensibler Reiz bis zur Hirnrinde geleitet und erst hier in einen motorischen Impuls übertragen wird, scheint nämlich eine solche Uebertragung immer von einer Einschaltung psychophysischer Zwischenglieder begleitet und daher dem Bewusstsein des Handelnden selbst als eine psychisch bedingte gegeben zu sein. Wenn gleichwohl von manchen Autoren von »Rindenreflexen« als von einer feststehenden Thatsache gesprochen wird, so bedienen sie sich dabei eines umfassenderen Begriffs des Reflexes, nach welchem jede überhaupt auf sensible Reizung erfolgende Bewegung, ob nun psychische Zwischenglieder da sein mögen oder nicht, als Reflexe bezeichnet werden. Von diesem Standpunkte aus wird dann auch zuweilen eine Willenshandlung als ein »Rindenreflex« definirt. Natürlich verliert so der gerade mit Rücksicht auf die Frage der Entstehung solcher rein physiologischer und dabei doch zweckmäßiger Bewegungen überaus wichtige Begriff des Reflexes ganz und gar seine Bedeutung. Auf diese Entstehungsfrage selbst kann natürlich erst später, bei der Erörterung der verschiedenen Formen thierischer Bewegungen, eingegangen werden[1]. Hier ist nur im Hinblick auf die unten zu besprechenden Functionen der einzelnen Centralgebiete noch hervorzuheben, dass, wenn beim Menschen die Großhirnrinde

---

[1] Vgl. unten Abschn. IV.

im allgemeinen wohl als dasjenige Centrum bezeichnet werden darf, für welches der Begriff des Reflexes in den der psychisch bedingten Handlung übergeht, dies keineswegs ein für alle Wirbelthiere gültiger Satz ist, sondern dass vermöge der schon im vorigen Capitel erwähnten fortschreitenden Centralisation in aufsteigender Richtung diejenigen Mittelhirngebiete, die beim Menschen bloß noch als Reflexcentren functioniren, bei niederen Wirbelthieren noch Centren für psychisch bedingte Bewegungen zu sein scheinen, ja dass im Hinblick auf diese Verhältnisse bei den niedersten Wirbelthieren, bei denen das Großhirn überhaupt sehr an Bedeutung zurücktritt, möglicher Weise selbst die Oblongata und das Rückenmark bis zu einem gewissen Grade psychisch bedingte Bewegungen vermitteln, während vollends bei den Wirbellosen solche von irgend einem in der Peripherie des Körpers gelegenen Ganglion, und bei den Protozoen offenbar von der allgemeinen sensumotorischen Protoplasmasubstanz des Körpers ausgehen können. Mit der Centralisation der psychischen Functionen im Gehirn ist eben zugleich ihre Decentralisation in den Körperorganen verbunden, und dieser Decentralisation entspricht die Ausdehnung der Reflexfunctionen. So besitzen denn auch bei den niedersten Thieren alle Bewegungen nicht den Charakter von Reflexen, wie gewissen eingeübten Dogmen zu Liebe gelegentlich behauptet wird, sondern den von psychisch bedingten Bewegungen[1].

3. Automatische Erregungen.

a. Automatische Erregungen im Rückenmark und verlängerten Mark.

Die »automatischen Functionen« bilden Parallelerscheinungen zu den Reflexfunctionen, insofern man auch unter ihnen rein physiologische Vorgänge versteht, also alle diejenigen ausschließt, die uns, wie z. B. die Willenshandlungen, die Erinnerungsvorgänge u. dergl., in der unmittelbaren Wahrnehmung als »psychisch bedingte« gegeben sind. Die automatischen Functionen in diesem rein physiologischen Sinne sind demnach den Reflexen nahe verwandt. Sie unterscheiden sich aber dadurch von ihnen, dass die automatischen Reizungsvorgänge in den Nervencentren selbst entstehen, nicht erst durch einen von außen zugeführten Reiz in ihnen ausgelöst werden. Im allgemeinen können die motorischen Gebiete, welche Reflexerscheinungen darbieten, auch automatische Erregungen empfangen. Nicht nur Muskelbewegungen und Hemmungen bestimmter Bewegungen, sondern auch Empfindungen können aber als Wirkungen solcher automatischer

---

[1] Vgl. oben Cap. I, S. 21 ff., und dazu im IV. und V. Abschnitt die Capitel über Bewusstsein und Willen.

Reizungen erweisen. Nicht immer ist es dabei leicht, dieselben von directen Einwirkungen äußerer Reize oder von Reflexerregungen zu unterscheiden. Denn auf alle unsere Sinne wirken fortwährend schwache Reize ein, die in den Structurverhältnissen der Sinnesorgane selbst ihren Grund haben. Diese schwachen Erregungen, wie sie z. B. durch den Druck bewirkt werden, unter dem die Netzhaut im Auge, die schallpercipirenden Membranen im Gehörlabyrinth stehen, sind aber natürlich für die empfindenden Nervencentren den äußeren Erregungen äquivalent. Sondern wir derartige Fälle ab, so scheinen ausschließlich plötzlich auftretende Veränderungen in der chemischen Constitution der Nervensubstanz, wie sie vorzugsweise durch Veränderungen des Blutes verursacht werden, als die Ausgangspunkte automatischer Erregungen übrig zu bleiben.

Unter dem Einfluss automatischer Erregungen von Seiten des Rückenmarks stehen vor allem die Muskeln gewisser Organe des Ernährungsapparates: so die Ringmuskeln der Blutgefäße, deren Lumen sich nach Durchschneidungen des Rückenmarks erweitert[1], sowie die Schließmuskeln der Blase und des Darms[2], an denen man ähnliche Erfolge beobachtet hat. Dagegen scheinen die tonischen Erregungen der Skeletmuskeln ausschließlich reflectorischer Natur zu sein (vgl. oben S. 88), da Durchschneidung der Muskelnerven, abgesehen von der begleitenden Zuckung und ihren elastischen Nachwirkungen, keine Veränderung der Muskelspannung mit sich führt[3]. Endlich scheinen aber auch in den von den eigentlichen Centralorganen getrennten, mit selbständigen Centren versehenen peripheren Organen, wie im Herzen, in den Darmmuskeln, neben reflectorischen automatische Erregungen stattzufinden (vgl. oben S. 248).

Von besonderer Bedeutung sind die automatischen Erregungen, die vom verlängerten Mark ausgehen. Auch hier scheinen durchweg die Reflexcentren zugleich automatische Centren zu sein. Die betreffenden Bewegungen dauern daher fort, wenn der sensorische Theil der Reflexbahn unterbrochen wurde. Hierher gehören die Athem- und Herzbewegungen, sowie die Innervation der Blutgefäße. Indem jedem dieser Vorgänge zwei Centren entsprechen, die jedenfalls auch räumlich gesondert sind, den Athembewegungen Centren der In- und der Exspiration, den Herzbewegungen Centren der Beschleunigung und der Hemmung des Herzschlags, der Gefäßinnervation Centren der Verengerung und der Erweiterung des Gefäßraumes, scheint hier in der Regel je eines dieser

[1] Goltz und Freusberg, Pflügers Archiv, Bd. 13, 1876, S. 460.
[2] Masius, Bulletin de l'académie de Belg. 1867, 68, T. 24 et 25.
[3] Heidenhain, Physiologische Studien, 1856, S. 9. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, 1858, S. 51 f.

Centren zugleich als automatisches Centrum zu functioniren oder sogar unter der vorwiegenden Wirkung automatischer Reize zu stehen: so bei den Athembewegungen das Centrum der Inspiration, bei den Herzbewegungen das Centrum der Hemmung des Herzschlags, bei der Gefäßinnervation das Centrum der Gefäßverengerung. Vielleicht ist es die Lage der betreffenden Nervenkerne und die Art der Blutvertheilung in denselben, wodurch sie den automatischen Erregungen vorzugsweise zugänglich werden. Der normale physiologische Reiz aber, der die Erregung herbeiführt, ist wahrscheinlich jene Beschaffenheit des Blutes, die sich beim Stillstand der Athmung oder überall da ausbildet, wo die Entfernung der oxydirten Blutbestandtheile gehindert ist. Im allgemeinen also scheinen Oxydationsproducte, theils das letzte Verbrennungsproduct, die Kohlensäure, theils niedrigere noch unbekannte Oxydationsstufen, in dem dyspnoischen Blut als Nervenreize zu wirken. Die Anhäufung dieser Stoffe erregt das inspiratorische Centrum: es entsteht eine Einathmung, die nun wieder in Folge der Aufblähung der Lunge das Exspirationscentrum reflectorisch erregt (S. 245). So schließt in jener automatischen Reizung der Kreis der Selbstregulirungen sich ab, durch die der Athmungsprocess fortwährend im Gange erhalten wird. Den ersten Anstoß gibt die Blutveränderung: sie erregt als innerer Reiz die Einathmung. Damit ist aber auch der weitere periodische Verlauf von selbst gegeben. Dem durch die Ausdehnung der Lunge erregten Exspirationsreflex folgt beim Zusammensinken des Organs Inspirationsreflex und gleichzeitig in Folge der erneuten Ansammlung von Oxydationsproducten abermalige automatische Reizung des Centrums der Inspiration.

Der automatischen Innervation des Hemmungscentrums für das Herz und des pressorischen Centrums für die Blutgefäße liegen vermuthlich die nämlichen Blutveränderungen zu Grunde. Man nimmt gewöhnlich an, dass es sich in beiden Fällen um Erregungen handle, die nicht, wie bei der Athmung, in Folge der Selbstregulirung der Reizung rhythmisch auf- und abwogen, sondern um solche, die dauernd in gleichmäßiger Größe anhalten. Dies wird daraus gefolgert, dass Trennung der Hemmungsnerven des Herzens, der Vagusstämme, den Herzschlag dauernd beschleunigt, und dass Trennung der Gefäßnerven eine bleibende Erweiterung der kleinen Arterien herbeiführt. Aber diese Thatsachen schließen nicht aus, dass die automatische Erregung in beiden Fällen zwischen gewissen Grenzen auf- und abschwanke. In der That sprechen hierfür mehrere Erscheinungen, wie die abwechselnden Verengerungen und Erweiterungen, die man an den Arterien beobachtet, und die meist nach Durchschneidung der Nerven verschwinden, ferner der Zusammenhang der Pulsfrequenz mit der Athmung, der zwar theilweise, wie wir gesehen haben, von den

Volumänderungen der Lunge abhängt und durch Reflex sich erklärt, zum Theil aber noch auf einen andern Ursprung hinweist, da längerer Stillstand der Athmung, mag er in In- oder Exspirationsstellung erfolgen, auch das Herz zum Stillstande bringt. Beim Erstickungstod tritt ferner regelmäßig neben starker Erregung der Inspirationsmuskeln Verengerung der Blutgefäße und Hemmung des Herzschlags ein. Hiernach ist zu vermuthen, dass die automatische Reizung aller jener Centren der medulla oblongata auf analogen Blutveränderungen beruht. Die beobachteten Verschiedenheiten können leicht in den Verhältnissen der peripheren Nervenendigungen ihren Grund haben, da das Inspirationscentrum mit gewöhnlichen motorischen Nerven in Verbindung steht, denen gegenüber Herz und Blutgefäße sich durch die Selbständigkeit ihrer peripheren Innervationen auszeichnen. Von allen Nerven getrennt, pulsirt das Herz, wenn auch in geändertem Rhythmus, fort, und bleibt die Gefäßwandung wechselnder Verengerungen und Erweiterungen fähig. Die Ursachen, welche diese peripheren Erregungen bestimmen, sind aber wahrscheinlich denjenigen ähnlich, die im verlängerten Mark der Athmungsinnervation zu Grunde liegen, und gleich diesen aus automatischen und reflectorischen Vorgängen zusammengesetzt, wobei der rhythmische Verlauf am Herzen und das Gleichgewicht zwischen Erregung und Hemmung an den Gefäßen ebenfalls durch irgend welche Selbstregulirungen zu stande kommen. Athmungs-, Herz- und Gefäßinnervation stehen demnach wahrscheinlich insofern in Beziehung zu einander, als die automatischen Erregungen, aus denen sie entspringen, auf die nämliche Quelle zurückleiten. Die Centren dieser Bewegungen bieten, wie es scheint, den inneren Reizen besonders günstige Angriffspunkte, denn kein anderes Centralgebiet reagirt so empfindlich wie dieses auf Schwankungen der Blutbeschaffenheit. Bei den übrigen Theilen des centralen Nervensystems kommen vermuthlich die Einflüsse des Blutes immer erst dadurch zur Wirksamkeit, dass von jenen Centren der Athmungs-, Herz- und Gefäßinnervation aus der Blutstrom Veränderungen erfährt, die zur Quelle centraler Reizung werden. So bilden Erregungen des Gefäßnervencentrums, die den Blutstrom im Gehirn hemmen, wahrscheinlich in vielen Fällen die Ursache allgemeiner Muskelkrämpfe. Der Ausgangspunkt der letzteren ist hier wohl meistens die Brücke, vielleicht zuweilen auch ein weiter nach vorn gelegener motorischer Hirntheil[1]. Aehnliche Muskelkrämpfe von beschränkterer Ausdehnung kann aber das dyspnoische Blut durch Reizung des Rückenmarks hervorbringen[2].

---

[1] KUSSMAUL und TENNER, MOLESCHOTTS Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 3, 1857, S. 77.

[2] LUCHSINGER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 14, 1877, S. 383.

b. Automatische Erregungen in der Hirnrinde.

Von den über der Hirnbrücke gelegenen Theilen scheinen es hauptsächlich die centrosensorischen und centromotorischen Regionen der Hirnrinde zu sein, von denen unter gewissen Bedingungen automatische Erregungen ausgehen. Dabei handelt es sich aber überall nicht mehr um rein automatische Vorgänge in dem oben definirten physiologischen Sinne, sondern vermöge der Beziehungen der Großhirnrinde zu den psychischen Functionen verbinden sich die automatischen Erregungen mit Bewusstseinsvorgängen, die wir im allgemeinen dem Gebiet der psychischen Associationsprocesse zurechnen, und die auf verwickeltere psychophysische Bedingungen zurückführen. Immerhin spielt hier die automatische Reizung insofern eine bedeutsame Rolle, als sie einen veränderten Erregbarkeitszustand der Großhirnrinde herbeiführt, der die Entstehung und den Ablauf dieser psychophysischen Processe wesentlich beeinflusst. Vor allem gehören hierher jene Reizungserscheinungen, welche die fast normalen Begleiter des Schlafes bilden. Sie äußern sich am häufigsten und oft ausschließlich als sensorische Erregungen. So entsteht die gewöhnliche, sensorische Form des Traumes, bei der, wahrscheinlich immer unter dem Einfluss äußerer Sinnesreize, in Folge der automatisch gesteigerten Erregbarkeit der Sinnescentren Vorstellungen von hallucinatorischem Charakter auftreten. Zuweilen vermischen sich damit auch motorische Erregungen: es entstehen Muskelbewegungen der Sprachwerkzeuge, seltener des locomotorischen Apparates, die sich nun mit den Erscheinungen der sensorischen Erregung zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Reihe von Vorstellungen und Handlungen verknüpfen. Bei allen diesen Erscheinungen, den sensorischen wie den motorischen, bildet nun aber die automatische Erregbarkeitsänderung nur die Grundlage, auf der sich die verwickelten psychophysischen Bedingungen des Geschehens entwickeln. Der Ausgangspunkt jener centralen Veränderungen, die der Schlaf im Gefolge hat, liegt dabei wahrscheinlich wieder in den Innervationscentren des verlängerten Marks. Im Moment des Einschlafens vermindert sich nämlich, wie MOSSO bei Individuen mit Substanzverlusten des Schädels nachwies, der Blutzufluss zum Gehirn, worauf dann äußere Sinnesreize, auch wenn sie kein Erwachen herbeiführen, meist vorübergehend denselben verstärken[1]. Jener allgemeinen Verminderung des Blutzuflusses entspricht nun wahrscheinlich die zunächst eintretende starke Herabsetzung der Erregbarkeit der Hirncentren und die mit ihr zusammenhängende Verdunkelung des Bewusstseins, die den Eintritt des Schlafes bezeichnet. Die

---

[1] MOSSO, Ueber den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn. 1881. S. 74 ff.

so eintretende Hemmung der centralen Functionen ergreift dann aber auch in einem gewissen Grade das Athmungs- und Herzcentrum, daher nicht selten während des Schlafes dyspnoische Erscheinungen auftreten. Die gesteigerte Reizbarkeit einzelner centraler Elemente der Hirnrinde, die sich in den Phantasmen des Traumes verräth, kann demnach darin ihren Grund haben, dass das dyspnoisch gewordene Blut direct erregend auf die Hirnrinde einwirkt. Außerdem ist es möglich, dass in Folge der Wechselbeziehungen, in denen die verschiedenen centralen Gebiete zu einander stehen, zufällig erzeugte Reizungen einer bestimmten Region der Hirnrinde um so intensivere Wirkungen haben, je mehr sich die Nachbargebiete im Zustand latenter Erregung befinden[1].

Wo ähnliche Erregungen des Großhirns im wachen Zustande sich einstellen, da entspringen sie stets pathologischen Veränderungen. Häufig leitet aber auch hier die Untersuchung auf abnorme Verhältnisse der Blutcirculation als deren letzte Bedingung hin. Solche können einen localen Sitz haben, indem sie von den Gefäßen der Hirnhaut oder des Gehirns selbst ausgehen. So pflegen namentlich Herderkrankungen, die in der Nähe der Sinnescentren entstanden sind, von entsprechenden Hallucinationen begleitet zu sein. Diese können aber auch von allgemeineren Störungen des Blutlaufs ausgehen, wie sie theils im Gefolge psychischer Störungen theils auch als Ursachen derselben auftreten[2], da Veränderungen der Herz- und Gefäßinnervation häufig bei psychischen Erkrankungen beobachtet werden[3]. Nun finden sich bei jeder dauernderen Geistesstörung mehr oder minder beträchtliche Veränderungen der Hirnrinde, und diffuse Erkrankungen der die Rinde überziehenden Gefäßhaut sind wohl die häufigsten Ursachen acuter psychischer Störungen. Die Reizungserscheinungen, die diese begleiten, sind aber in hohem Grade denen ähnlich, die normaler Weise im Schlafe auftreten. Auch sie gehören theils dem sensorischen, theils dem motorischen Gebiete an. Die sensorische Erregung äußert sich in Empfindungen und Vorstellungen der verschiedenen Sinne, oft an Stärke denjenigen gleich, die durch äußere Eindrücke geweckt werden können, und daher nicht von ihnen zu unterscheiden. Solchen Hallucinationen gesellen sich Veränderungen der subjectiven Empfindungen, der Muskel- und Organempfindungen, bei, von denen wesentlich die Richtung des Gemüthszustandes abhängt. Motorische

---

[1] Vgl. hierzu die Psychologie des Traumes, Abschn. V. Auf den oben erwähnten erregenden Einfluss des dyspnoischen Blutes weist die Thatsache hin, dass auch andere Formen automatischer oder reflectorischer Reizung, wie dyspnoische Krämpfe, epileptiforme Zuckungen, vorzugsweise leicht während des Schlafes auftreten.

[2] WERNICKE, Lehrbuch der Gehirnkrankheiten, Bd. 2, S. 10. KRAEPELIN, Psychiatrie[6], Bd. 1, S. 54.

[3] WOLFF, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 26, S. 273. ZIEHEN, Sphygmographische Untersuchungen bei Geisteskranken. 1887.

Reizungen treten in der Form von Zwangshandlungen auf, welche meist durch ihre ungewöhnliche Energie auffallen. Auch hier verbindet sich aber, wie in den Träumen und Traumhandlungen, die aus der automatischen Reizung hervorgegangene Erhöhung der Erregbarkeit mit weiteren psychophysischen Vorgängen, die erst den besonderen Inhalt der Erscheinungen ausmachen[1].

4. Functionen des Mittel- und Zwischenhirns.

a. Functionen dieser Hirngebiete bei den niederen Wirbelthieren.

Schon die gröbere Morphologie der Hirntheile zeigt, dass das Mittel- und Zwischenhirngebiet, das bei dem Menschen und den höheren Säugethieren, namentlich den jenem nahe stehenden Primaten, gegenüber der Masse der sich über ihm wölbenden Großhirnhemisphären weit zurücktritt, bei den niederen Wirbelthieren der entwickeltste Theil des Centralorgans ist, und dass es selbst bei den Vögeln und niederen Säugern, bei denen das Vorderhirn bereits eine größere Mächtigkeit gewonnen hat, doch immer noch in seiner relativen Entwicklung bevorzugt ist. (Vgl. Fig. 54, S. 123.) Diesen in die Augen springenden äußeren Formverhältnissen entsprechen nun auch durchaus functionelle Unterschiede, so dass bei dem Mittel- und Zwischenhirn weit weniger als bei Rückenmark und medulla oblongata die bei niederen Thieren beobachteten Symptome auf die höheren und besonders auf den Menschen übertragen werden dürfen. Dazu kommt, als eine weitere Bedingung, die bei Thieren wie beim Menschen die functionelle Analyse dieses Gebietes erschwert, dass sowohl experimentelle Eingriffe wie pathologische Störungen selten ein bestimmtes, wohl umschriebenes Gebiet treffen, sondern dass sie leicht auf Nachbargebiete, experimentelle Eingriffe namentlich auf die unter und zwischen den Hirnhügeln emporziehenden Hinrnschenkel- und Stabkranzfasern zugleich einwirken. Von den meisten Ergebnissen früherer Versuche über die Folgen von Vier- und Sehhügeldurchschneidungen lässt sich daher nicht mit Sicherheit sagen, inwiefern die beobachteten Bewegungsstörungen wirklich von den Zerstörungen dieser Theile selbst und nicht vielmehr von solchen der benachbarten Leitungsbahnen herrührten[2]. In der That ist es aber auch

[1] Ueber diese psychologische Seite der geistigen Störung sowie über den Schlaf und die schlafähnlichen Zustände (den Hypnotismus) vgl. Abschn. V.

[2] Hierher gehören namentlich die Versuche von LONGET (Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von HEIN, Bd. 1, S. 385), SCHIFF (Lehrbuch der Physiologie. Bd. 1, S. 342), VULPIAN (Physiologie du système nerveux, p. 658) u. A., Versuche, die in der Geschichte der Experimentalphysiologie der Centralorgane immer eine ehrenvolle Stellung behaupten werden, aber vom heutigen Standpunkte aus schon deshalb als veraltet bezeichnet werden müssen, weil sie, ohne Rücksicht auf die morphologischen Verhältnisse und den Verlauf der Leitungsbahnen, auf rein symptomatischem Wege mittelst

klar, dass die zur Untersuchung der Leitungsbahnen, namentlich der Anfänge derselben im Rückenmark und ihrer Endigungen in der Großhirnrinde, in erster Linie sich empfehlenden Reizungs- und Ausfallssymptome in diesem Fall eben wegen der schwierigen Sonderung der Theile von ihrer Umgebung kaum mehr mit Aussicht auf Erfolg verwendet werden können. Mehr und mehr ist daher in diesem Fall die Physiologie dazu übergegangen, da die Reizmethode ohnehin aus naheliegenden Gründen nahezu ausgeschlossen ist, an die Stelle der directen eine indirecte Anwendung der Ausfallsmethode treten zu lassen, indem man sich nicht fragte, welche Functionen zurückbleiben, wenn die Mittel- und Zwischenhirngebiete, um deren Untersuchung es sich handelt, selbst hinwegfallen, sondern umgekehrt, welche Functionen noch zu beobachten sind, wenn alle über ihnen liegenden, dem Vorderhirn zugehörigen Hirntheile hinweggenommen sind. Nimmt man dann dazu noch die Erscheinungen an solchen Thieren der gleichen Species, bei denen das gesammte Centralorgan mit Ausschluss der medulla oblongata und des Rückenmarks entfernt ist, so kann aus der Differenz der Ergebnisse in beiden Fällen auf die Bedeutung jenes centralen Zwischengebiets zurückgeschlossen werden. Dieser Weg ist, zunächst freilich mehr in der Absicht, die Bedeutung des der Exstirpation unterworfenen Vorderhirns selbst zu erforschen, schon vor langer Zeit von FLOURENS[1] bei Vögeln, dann planmäßig von GOLTZ[2] beim Frosche, von CHRISTIANI[3] und später ebenfalls von GOLTZ[4] auch bei Säugethieren, endlich von J. STEINER[5] bei Wirbelthieren aller Classen beschritten worden. Auf ihm lässt sich offenbar eine etwas größere Sicherheit, wenn auch nicht über jeden einzelnen Bestandtheil der in dem Mittel- und Zwischenhirn zusammengefassten Gebiete, so doch über ihre Gesammtheit gewinnen.

Die nach dem angegebenen Princip ausgeführten Beobachtungen lehren nun, dass die functionelle Bedeutung des Zwischen- und Mittelhirngebiets in der Wirbelthierreihe im wesentlichen mit der in den äußeren Formverhältnissen schon hervortretenden Ausbildung dieser Theile gleichen Schritt hält, womit dann zugleich das bei den niederen Ordnungen hervortretende Uebergewicht des Mittelhirns, der Zweihügel oder lobi optici, über das bei ihnen nur spärlich entwickelte Zwischenhirn, den Thalamus,

der Ausfalls- und Reizerscheinungen Aufschluss über die Functionen der Theile zu gewinnen suchten.

[1] FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux[2]. 1842.

[2] GOLTZ, Beiträge zu der Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. 1869.

[3] CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns. 1885.

[4] GOLTZ, Der Hund ohne Großhirn. PFLÜGERS Archiv für Physiol., Bd. 51, 1892, S. 570.

[5] J. STEINER, Die Functionen des Centralnervensystems. 1.—4. Abth. 1885—1900.

zusammengeht. In der ganzen Classe der Fische, abgesehen von dem auf die Medulla reducirten Amphioxus lanceolatus, erscheint so das Mittelhirn als das leitende Centralorgan. So lange es erhalten bleibt, sind die wesentlichen psychischen Functionen kaum verändert: namentlich reagiren die Thiere auf Gesichts- und Tasteindrücke vollkommen normal, sie bewegen sich spontan und zweckmäßig; nur der Geruch ist in Folge der mit der Wegnahme des Vorderhirns eintretenden Beseitigung der Riechnerven aufgehoben, und in Folge dessen kann die Nahrungsaufnahme, insoweit sie eben durch die Geruchseindrücke geleitet wird, mehr oder weniger geschädigt sein[1]. Von diesem Verhalten entfernt sich schon erheblich das der Amphibien nach Entfernung des Großhirns. Was unzweifelhaft auch bei ihnen erhalten bleibt und also offenbar wesentlich an das Mittelhirn gebunden ist, das ist die Function des Gehens und die Regulirung der einheitlichen Locomotion des Körpers. Der großhirnlose Frosch sitzt aufrecht, wie das unversehrte Thier; er umgeht, wenn er durch Hautreize zu Ortsbewegungen veranlasst wird, in den Weg gestellte Hindernisse u. s. w. Der einzige Unterschied, den er bietet, besteht darin, dass er zunächst spontan seinen Ort nicht verlässt und ebenso Nahrung nicht spontan zu sich nimmt[2]. Zugleich macht sich aber hier schon einerseits eine schärfer hervortretende functionelle Scheidung zwischen Mittel- und Zwischenhirn, anderseits zugleich der Einfluss neuer Einübungen geltend. Bleibt nämlich das Zwischenhirn erhalten, so erholt sich, wie SCHRADER beobachtete, der Frosch allmählich: er beginnt wieder spontan Fliegen zu fangen und unterscheidet sich schließlich überhaupt nicht mehr von einem völlig unversehrten Thier[3]. Diesem Verhalten entspricht wesentlich auch das des Vogels nach Verlust des Vorderhirns. Auch hier bleibt das Thier zunächst, wie schon FLOURENS beobachtete, unverrückt in aufrechter Körperhaltung stehen, athmet regelmäßig, schluckt, wenn es gefüttert wird, und reagirt durch zusammengesetzte Fluchtbewegungen auf Reize, führt aber keine spontanen Bewegungen aus. Doch ändert sich auch hier das Verhalten, falls die Thiere länger am Leben erhalten werden: es treten dann unruhige Hin- und Herbewegungen ein, die Thiere weichen bei ihren Bewegungen Hindernissen aus u. s. w.[4]. Dass nicht minder bei Säugethieren zweckmäßige Reactionen auf Lichtreize, Ausweichen vor Hindernissen, sobald durch Reize Fluchtbewegungen ausgelöst werden, und dann und wann anscheinend spontane Bewegungen eintreten können, nachdem alle vor dem Mittel- und

[1] J. STEINER, Die Functionen des Centralnervensystems, II, S. 211 f.
[2] GOLTZ, Die Functionen der Nervencentren des Frosches, S. 65.
[3] SCHRADER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 41, 1887, S. 75.
[4] SCHRADER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 44, 1888, S. 175.

Zwischenhirn gelegenen Theile entfernt sind, hat CHRISTIANI zuerst bei Kaninchen beobachtet[1]. Eine noch weitergehende Restitution der Functionen sah endlich GOLTZ bei Hunden eintreten, die er nach vollständiger Wegnahme des Großhirns längere Zeit am Leben erhalten hatte[2]. Auch hier verhielten sich die Thiere in der ersten Zeit nach der Operation vollkommen passiv: nur die vegetativen Functionen, Herzbewegungen, Athmung, Schluckbewegungen nach Einführung von Nahrung in den Schlund, gingen von Anfang an ungestört von statten. Allmählich trat aber eine viel vollkommenere Wiederherstellung der Leistungen ein: das Thier bewegte sich schließlich nahezu normal, reagirte durch Bellen auf Hautreize, erhob sich, wenn es zu Boden gefallen war, wechselte zwischen Schlaf und Wachen und konnte durch Schallreize aus dem Schlafe geweckt werden. Der Geruch war zwar in Folge der Beseitigung des Olfactorius vollständig zerstört; gleichwohl nahm das Thier spontan Nahrung zu sich, wenn sein Maul mit ihr in Berührung gebracht wurde, und widrig schmeckende Nahrung spie es aus. Was dauernd fehlte, das waren nur alle Aeußerungen von Lustgefühlen, von Anhänglichkeit sowie überhaupt alle Zeichen, die sich auf ein Wiedererkennen von Personen beziehen ließen.

Aus diesen Ergebnissen wird man folgern müssen, dass in der ganzen Wirbelthierreihe bis herauf zu den Carnivoren das Mittel- und Zwischenhirngebiet nicht bloß wichtige Centralstationen für die Verknüpfung von Sinneseindrücken mit den ihnen entsprechenden Körperbewegungen enthält, die noch, analog wie die Reflexmechanismen des Rückenmarks, nach ihrer Trennung von den höheren Centraltheilen fortfunctioniren, sondern dass mit der Erhaltung jener Gebiete auch noch die der einfacheren psychischen Functionen verbunden ist. Von den letzteren werden nur diejenigen hinfällig, die einerseits an bestimmte Sinnesnerven geknüpft sind, welche mit der Abtrennung des Vorderhirns der Zerstörung anheimfallen, wie die Reactionen auf Geruchsempfindungen, und die anderseits eine umfassende Verbindung der gegenwärtigen Eindrücke mit früheren Erlebnissen voraussetzen, wie das Wiedererkennen von Personen, die Gefühle der Neigung und Abneigung, der Freude u. s. w. Wenn man, im Widerspruch mit diesen Befunden an großhirnlosen Hunden, zuweilen nicht bloß bei Thieren, sondern auf Grund der Beobachtungen an hirnlosen Missgeburten beim Menschen den Sitz der Gefühle und Affecte in das Mittel- und Zwischenhirngebiet verlegte, so ist das also offenbar ein Fehlschluss, der darauf beruht, dass man die in solchen Fällen erhalten gebliebenen mimischen Reflexe, die auf Geschmacksreize eintreten, auf

[1] CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns, S. 25.
[2] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv Bd. 51, S. 570 ff.

begleitende Gefühle zurückbezog, was natürlich ebenso wenig erlaubt ist, als wenn man irgend eine Reflexbewegung etwa deshalb, weil sie anscheinend zweckmäßig ist, ohne weiteres als eine bewusste willkürliche Handlung deuten wollte.

Neben dem Ergebniss, dass diese mittleren Hirngebiete bei Thieren im allgemeinen nicht bloß Centren complicirter Reflexe sind, sondern dass wir sie nach den geschilderten Erscheinungen zugleich als Mittelpunkte einfacherer psychisch bedingter Functionen betrachten müssen, lehrt nun aber die nähere Vergleichung, dass in dem zeitlichen Eintritt dieser Erscheinungen sehr bedeutende Verschiedenheiten obwalten. Bei den niedersten Wirbelthieren, den Fischen, bringt der Wegfall des Vorderhirns überhaupt keine wesentlichen Unterschiede in dem psychischen Verhalten der Thiere hervor. Auf einer etwas höheren Stufe, bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, erscheinen die psychischen Functionen zunächst unterbrochen, und die erhalten gebliebenen würden sich, da keine Spur einer dauernderen Nachwirkung und nur in sehr geringem Maße eine Adaptation an neue Bedingungen zu bemerken ist, allenfalls als complicirte Reflexe deuten lassen. Aber im Laufe der Zeit findet offenbar eine ziemlich vollständige Restitution der Functionen statt. Das nämliche Bild bietet endlich in noch ausgeprägterem Maße das Säugethier: der Hinwegfall der psychischen Leistungen erscheint hier zuerst als ein noch vollständigerer, die Erholung bedarf einer längern Zeit, und der psychische Defect bleibt fortan deutlicher bemerkbar. Gleichwohl tritt auch hier eine weitgehende Composition ein. Dabei ist für die Würdigung dieser Erscheinungen beachtenswerth, dass alle die Symptome, die bei den höheren Säugethieren d a u e r n d hinwegbleiben, wie Wiedererkennen, Aeußerungen von Lust und Zuneigung, bei den niederen Thieren eben überhaupt nicht vorkommen. Nun lässt an und für sich diese allmähliche Wiederkehr seelischer Lebensäußerungen bei den mit einem entwickelteren Vorderhirn ausgestatteten Thieren eine doppelte Deutung zu: entweder kann die Operation irgend welche hemmende, etwa in der Verletzung der Theile begründete Wirkungen herbeiführen, die erst ausgeglichen werden müssen; oder aber es kann allmählich der gebliebene Hirnrest für einen Theil der Functionen eintreten, den im unversehrten Thier das Vorderhirn besaß. Je nachdem man sich der ersten oder der zweiten dieser Interpretationen zuneigt, wird natürlich auch die Auffassung von der Bedeutung der Mittel- und Zwischenhirngebiete eine wesentlich abweichende sein. Im ersten Fall würden diese Theile durch die ganze Wirbelthierreihe bis hinauf zu den Carnivoren einen wesentlichen Theil der Hirnfunctionen überhaupt erfüllen, denn sie würden ja bei jener Restitution nur in ihren ursprünglichen

Besitz wieder eintreten. Im zweiten Fall würde ihre Leistung in Folge der Restitution eine abnorm gesteigerte, weil theilweise vicariirende sein. Nun wird sich nicht leugnen lassen, dass vieles für die Mitwirkung des ersteren Momentes spricht. Starke operative Eingriffe beeinträchtigen erfahrungsgemäß, besonders auch bei den Centralorganen, für eine gewisse Zeit die Functionen. Gleichwohl ist es kaum wahrscheinlich, dass dieses Moment im vorliegenden Fall die Hauptrolle spielt. Dazu ist schon der Unterschied zwischen den nächsten Nachwirkungen des Verlustes und dem späteren Zustand ein zu auffallender und regelmäßiger. Auch stimmt damit kaum jene Abstufung in der Thierreihe, wonach, um hier von den Säugethieren abzusehen, z. B. beim Frosch eine beträchtliche Zeit verfließt, bevor eine volle Ausgleichung erkennbar ist, während diese bei den Fischen in der Regel sofort eintritt. Dazu kommt endlich, dass überhaupt beim Menschen wie bei den Thieren nach Verletzungen und Verlusten innerhalb der Centraltheile überall zahlreiche Erscheinungen auf die Möglichkeit umfangreicher Stellvertretungen hinweisen. Können wir dieser, wie sich unten zeigen wird, bei den Wechselbeziehungen der verschiedenen Gebiete des Großhirns nicht entbehren, so liegt es aber an und für sich sehr nahe, sie auch für die Beziehungen der verschiedenen Hirntheile zu einander zu statuiren. Dazu ist ja übrigens die allgemeine Möglichkeit schon darin gegeben, dass gerade Vierhügel und Thalami unmittelbare Zwischenstationen der Leitungsbahnen zwischen den peripheren Organen und der Großhirnrinde sind, Stationen, in denen die sensorischen Bahnen sämmtlich, die motorischen zu einem wichtigen Theile durch eingeschobene Neuronenketten unterbrochen werden. Hiernach ergibt sich als allgemeiner genetischer Gesichtspunkt, dem sich die verschiedenen in der Wirbelthierreihe zu beobachtenden Erscheinungen unterordnen lassen, der folgende. Auf den niedersten Stufen der Hirnentwicklung erscheint das Mittel- und Zwischenhirngebiet, vor allem, da das letztere zunächst noch zurücktritt, das erstere, als das Hauptcentralorgan, dem sich auf der einen Seite Medulla oblongata und spinalis unterordnen, während ihm auf der andern als Anhangsgebilde das ursprünglich wohl aus der Sonderentwicklung des Olfactorius hervorgegangene Vorderhirn beigegeben ist. In der aufsteigenden Reihe der Wirbelthiere verbinden sich dann damit allmählich Vertretungen der in den Lobi optici zusammengefassten Leitungsbahnen in dem Vorderhirn als weitere übergeordnete Centren. Im gleichen Maße gewinnen aber das Mittelhirn und das in seiner eigenen Entwicklung an das Auftreten des Vorderhirns gebundene Zwischenhirn die Bedeutung von Zwischencentren, in denen theils von der Peripherie aus complicirte Reflexe, theils vom Vorderhirn her Reactionen, die auf einer umfassenderen Verknüpfung von Eindrücken

beruhen, ausgelöst werden. Dabei bleibt jedoch bis zu den höheren Stufen der Entwicklung das Verhältniss bestehen, dass beim Wegfall der höheren Regulirungsvorrichtungen die niederen Centren allmählich einen Theil der Autonomie wiedergewinnen können, die ihnen auf einer tieferen Stufe vollständig zukam. Dadurch kann es dann eintreten, dass diese Hirntheile in dem normalen Zusammenhang der Centralorgane, solange sie also unter der Vorherrschaft des Vorderhirngebietes stehen, nur die Bedeutung complexer Reflexcentren besitzen, dass sie aber beim Hinwegfall der höheren regulirenden Centren den Charakter unabhängiger Centren wieder annehmen, an deren Zusammenwirken psychische Functionen gebunden sind.

Der hiernach diesem Hirngebiet unter allen Umständen zukommenden Bedeutung eines der Zusammenfassung der hauptsächlichsten Sinnes- und Bewegungsapparate bestimmten Centrums entsprechen nun auch im allgemeinen die Symptome, die der directen Entfernung oder Schädigung desselben zu folgen pflegen. Nach der sensorischen Seite ist die augenfälligste derselben die Erblindung, die bei den Säugethieren, übereinstimmend mit dem Verlauf der Opticusbahnen, speciell an das vordere Vierhügelpaar mit Einschluss des äußeren Kniehöckers geknüpft ist. Bewegungsstörungen scheinen dagegen, wenn sich die Zerstörung auf die Vierhügel beschränkt, wenigstens bei den Säugethieren nur im Gebiet der Augen-, nicht der allgemeinen Körpermuskeln vorzukommen[1]. Dagegen treten die letzteren auffallend bei der Verletzung des Zwischenhirns hervor. Sie bestehen hier, wenn die Verletzung eine einseitige ist, in eigenthümlichen Zwangsbewegungen, bei denen die Thiere, statt nach vorwärts zu gehen, eine Bewegung im Kreise ausführen: die sogenannte »Reitbahnbewegung« (mouvement de manège), die ähnlich übrigens auch noch nach Verletzung anderer Hirntheile, namentlich der Hirnschenkel und der Kleinhirnhälften, sowie auch nach einseitigen Zerstörungen der Bogengänge des Ohrlabyrinths beobachtet wird. Bei den niederen Wirbelthieren, z. B. beim Frosch, erfolgen die Kreisbewegungen stets nach der unverletzten Seite. Auch verhalten sich in Bezug auf diese Bewegungsstörungen und ihre Richtung die Hauptganglien der Wirbellosen vollkommen analog dem Mittelhirn der niederen Wirbelthiere[2]. Bei den Säugethieren pflegt dagegen die Kreisbewegung nach der Seite der Verletzung zu gehen, wenn der vordere Theil des Thalamus getrennt wird, nach der unverletzten Seite, wenn die Trennung in den hinteren Theil desselben fällt. Auch werden Abweichungen in der tonischen

[1] Bechterew, Pflügers Archiv Bd. 33, S. 413.
[2] Steiner, Die Functionen des Centralnervensystems, III, S. 79 ff.

Spannung der Körpermuskeln und in Folge derselben Verkrümmungen bei ruhender Lage des Körpers beobachtet, die der Richtung jener Kreisbewegungen entsprechen[1]. Je nach besonderen Bedingungen können dann diese Kreisbewegungen wieder in verschiedener Form erfolgen: als Rollbewegungen um die Körperachse, als »Uhrzeigerbewegungen«, oder endlich als eigentliche »Reitbahnbewegungen«. Als ihre Bedingung lässt sich wohl stets eine asymmetrische Innervation ansehen, die aber wieder auf verschiedenen Ursachen beruhen kann, nämlich entweder auf einseitig verstärkter oder verminderter motorischer Innervation oder aber auch auf asymmetrisch ausgelösten Reflexactionen, die mit Sensibilitätsstörungen zusammenhängen. Welche dieser Bedingungen, oder welche Combination derselben anzunehmen sei, lässt sich aber mit Sicherheit nicht entscheiden.

Neben diesen constant zu beobachtenden Bewegungsstörungen hat man sodann bei den höheren Säugethieren eine Verminderung oder Aufhebung der Sensibilität auf der der Verletzung gegenüberliegenden Seite wahrgenommen. Bei der Unsicherheit solcher Sensibilitätssymptome sind allerdings diese Resultate zweifelhaft[2]. Im ganzen wird man jedoch aus der Gesammtheit dieser Erscheinungen, zusammengehalten mit den kurze Zeit nach Wegnahme des Vorderhirns beobachteten Defecten sowie mit dem Verlauf der Leitungsbahnen, schließen dürfen, dass das Mittel- und Zwischenhirngebiet bei allen höheren Wirbelthieren eine wichtige Zwischenstation zwischen den tiefer liegenden Centren und dem Vorderhirn ist, in der theils unabhängig von dem letzteren zusammengesetzte Reflexe, namentlich auch solche auf Gesichts- und Gehörsreize, theils umgekehrt vom Großhirn aus centrifugale Erregungen ausgelöst werden können, deren Componenten in diesen Zwischencentren einander zweckmäßig zugeordnet sind. Nach den anatomischen Verhältnissen und den Erfolgen der partiellen Ausschaltungsversuche ist es wahrscheinlich, dass in den hinteren Vierhügeln hauptsächlich solche Zwischenstationen für das Acusticusgebiet, in den vorderen Vierhügeln und äußeren Kniehöckern für den Gesichtssinn, und endlich in den eigentlichen Thalamis solche für das große Gebiet des Tastsinnes gelegen sind. In Folge dieser Ansammlung von Knotenpunkten für die Functionen aller Sinnesgebiete mit Ausnahme des Olfactorius und der ihnen zugeordneten Bewegungen ist dann das ganze Mittel- und Zwischenhirn, je nach der relativen Ausbildung, die es im Verhältniss zum Vorderhirn besitzt, nach Ausfall

[1] SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie, I, S. 343.
[2] FERRIER, Functionen des Gehirns, S. 268. Anderseits konnte NOTHNAGEL selbst bei umfangreichen Zerstörungen der Thalami keine deutlichen Symptome constatiren (VIRCHOWS Archiv, Bd. 58, S. 429, und Bd. 62, S. 203).

der Vorderhirnfunctionen selbständig fähig, wenn auch natürlich unter bleibendem Ausfall bestimmter, ausschließlich an das Großhirn gebundener Functionen, die einheitliche Leitung der animalischen Lebensvorgänge zu übernehmen. Hiermit ist zugleich eine Entwicklung begleitender psychischer Vorgänge in der Form einer über eine gewisse Zeit sich erstreckenden Nachdauer von Empfindungseindrücken, einer Bildung zusammengesetzter, durch associative Processe vermittelter Wahrnehmungen, und einer Regulirung der Bewegungen nach solchen länger vorangegangenen Eindrücken gegeben. In diesem Fall verwandeln sich eben diese Reflex- und Uebertragungscentren in Folge der neu eintretenden Bedingungen in selbständige Directionscentren niedereren Werthes, wobei aber der Werthabstand von der Function der höheren Centren, für die sie ersetzend eintreten, namentlich von der Ausbildung der letzteren abhängt.

Die Physiologie des Mittel- und Zwischenhirngebietes hatte lange Zeit unter dem Vorurtheil zu leiden, dass man fortwährend nicht bloß eine Analogie, sondern im wesentlichen auch eine Gleichwerthigkeit der Functionen dieser Hirntheile durch das ganze Wirbelthierreich, namentlich also auch der Verhältnisse bei Thier und Mensch voraussetzte. Die ältere Methode der directen Ausfallsversuche war nicht im stande, dieses Vorurtheil zu beseitigen. Erst die Exstirpationsversuche am Vorderhirn selbst haben hier allmählich Wandel geschafft, und sie haben dabei freilich im Grunde einen andern Zweck erreicht, als zu dem sie ursprünglich bestimmt waren. Von Flourens bis auf Goltz hatte man diese Versuche zunächst ausgeführt, um mittelst der eintretenden Ausfallssymptome eine genauere Vorstellung von der Function des Vorderhirns selbst zu gewinnen. Mehr und mehr stellte es sich aber gerade im Verlauf der von Goltz und seinen Schülern ausgeführten Versuche heraus, dass dieser directe Zweck wegen der unmittelbaren und mittelbaren Folgen, die solche Operationen herbeiführen, und die die Vergleichung mit dem normalen Verhältniss keineswegs als ein bloßes Subtractionsexempel zu behandeln gestatten, nur sehr unvollkommen oder gar nicht erreichbar ist, dass dagegen alle diese Versuche sehr wichtige Aufschlüsse über die Functionen geben, deren der gebliebene Rest fähig ist. So ist denn heute der Werth aller Enthirnungsversuche nicht mehr darin zu suchen, dass sie uns über die Functionen der ausgefallenen Theile etwas wesentliches lehren, wohl aber darin, dass sie über die möglichen Functionen der gebliebenen Aufschluss geben, wobei dann freilich aus den angegebenen Gründen nicht ohne weiteres diese Functionen denen gleich zu setzen sind, welche die gleichen Theile im unverletzten Zusammenhang der Organe erfüllen. Gerade in dieser Beziehung sind nun zugleich die Verschiedenheiten in der Thierreihe, zunächst in den einzelnen Wirbelthierclassen, dann aber auch in einem gewissen Grade trotz der genetisch wesentlich abweichenden Bedeutung der Centraltheile doch auch bei den Wirbellosen, vielfach lichtbringend gewesen für die sehr viel complicirteren Verhältnisse bei den höheren Säugethieren. Hier hat, nachdem die morphologischen Thatsachen solche Erwägungen schon nahegelegt hatten, namentlich J. Steiner auf Grund seiner Versuche an Fischen und am Frosch, denen er

dann später auch solche an Reptilien und Wirbellosen folgen ließ, auf die so sehr verschiedene Dignität des Mittelhirns in der Wirbelthierreihe hingewiesen. STEINER hat dann freilich, indem er von den Rückenmarksfunctionen des aller weiteren Centralorgane entbehrenden Amphioxus ausging, dieses ganze Verhältniss in eine allgemeine Theorie zusammengefasst, die schon in ihrem Ausgangspunkte unsicher ist und dies dann noch mehr in ihrer Durchführung wird. Wie bei einem Anneliden die einzelnen Metameren und die ihnen entsprechenden Glieder der Bauchganglienkette einander gleichwerthig sind, so dass ein beliebiges Stück des Wurms ebenso selbständig bewegungs- und, wie es scheint, auch empfindungsfähig bleibt wie das ganze Thier, so soll sich der Amphioxus verhalten, dessen Rückenmark lediglich aus einer Reihe gleichwerthiger Glieder bestehe, denen kein höheres Centrum übergeordnet sei. Dann trete, dieser Stufe am nächsten kommend, bei dem Urfisch, dem Hai, und hierauf, sich mehr und mehr davon entfernend, bei den andern Fischen das Rückenmark unter die centrale Leitung des Mittelhirns, das nun durch die ganze Wirbelthierreihe der eigentlich leitende Centraltheil bleibe, während das Vorderhirn nur als eine Ergänzung zu betrachten sei. Erlange diese auch bei den Säugethieren ein bedeutendes Uebergewicht, so bewahrten doch Mittel- und Zwischenhirn dadurch, dass sie die Centren für die Regulation der sämmtlichen Körperbewegungen enthielten, die Rolle des eigentlichen Centralorgans. In diesem Sinne definirt STEINER den Begriff »Gehirn« als »das allgemeine Bewegungscentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines der höheren Sinnesnerven«. Als das Kriterium des »allgemeinen Bewegungscentrums« betrachtet er aber das Eintreten einseitiger Zwangsbewegungen nach halbseitiger Verletzung desselben. Wo solche Kreisbewegungen von keinem Theil der Centralorgane her ausgelöst werden können, da soll demnach überhaupt kein einheitliches, lenkendes Centrum existiren, sondern das ganze Centralorgan aus einer Anzahl gleichwerthiger Metameren bestehen[1]. Nun bildet den Ausgangspunkt dieser theoretischen Betrachtungen offenbar das Verhalten der Anneliden, deren Körpersegmente nach ihrer Trennung selbständige Lebenseinheiten zu sein scheinen, die sich so gut wie das ganze, unverletzte Thier spontan weiterbewegen können. Auch werden nach der einseitigen Abtragung des Dorsalganglions bei ihnen keine Kreisbewegungen beobachtet. Daraus dürfte aber nur dies hervorgehen, dass dieses letztere Merkmal wahrscheinlich kein überall zutreffendes für die Existenz eines niederere Centren beherrschenden leitenden Centrums ist. Auf eine völlig unabhängige und gleichwerthige Function sämmtlicher Glieder der Bauchganglienkette der Anneliden könnte jedoch nur dann geschlossen werden, wenn sich die einzelnen Segmente, auch so lange sie mit dem Gesammtkörper zusammenhängen, ebenso unabhängig bewegten, wie sie es nach der Trennung thun. Da das nicht der Fall ist, sondern da sich am unverletzten Thier die sämmtlichen Metameren in genauer Coordination mit einander bewegen, so ist dagegen zu schließen, dass in ihm die sämmtlichen Ganglien zu einer Einheit verbunden sind, in welcher, wie nach dem anatomischen Verhältnisse wohl anzunehmen ist, das Dorsalganglion die führende Rolle spielt, gerade so wie ja auch beim Amphioxus das Rückenmark unter der Lenkung seiner vordersten, dem Gehirn der Cranioten einigermaßen äquivalenten Theile zu stehen

[1] STEINER a. a. O. II. S. 106. III. S. 126. IV. S. 54 ff.

scheint. (Siehe oben S. 253.) Das Wort »Gehirn« ist zunächst ein aus der populären Sprache in die Wissenschaft übernommener Ausdruck, der darum in seinem gewöhnlichen Gebrauch überhaupt schwer zu definiren ist. Will man dies gleichwohl thun und mit der allgemeinen Bedeutung des Begriffs in Einklang bleiben, so wird man aber sagen müssen, dass das Gehirn der Wirbelthiere kein einzelnes Centralorgan, sondern der Complex derjenigen Centralorgane ist, die bei der Leitung der animalen Functionen betheiligt sind. In diesem Sinne haben Medulla oblongata, Mittel- und Zwischenhirn, Vorderhirn und Kleinhirn gleicher Weise Anspruch auf den Namen Gehirn. Will man aber diesen Namen speciell auf die Centraltheile beschränken, die, wenn die andern hinwegfallen, noch selbständig eine, wenn auch reducirte Erhaltung des animalen Lebens ermöglichen, so hat jedenfalls die Medulla oblongata denselben Anspruch wie das Mittel- und Zwischenhirn. Das Gehirn im ganzen ist eben nicht ein Centrum, sondern ein Complex von Centren, die zugleich in dem Verhältniss zu einander stehen, dass, wenn eines derselben hinwegfällt, meist einen Theil seiner Functionen ein anderes übernehmen kann.

In Anbetracht der großen Bedeutung, welche die Versuche an gänzlich des Großhirns beraubten Thieren, namentlich an höheren Säugethieren, nicht nur für die Leistungen der Zwischen- und Mittelhirncentren, sondern auch für die allgemeinere Frage der functionellen Vertretung höherer durch niedrigere Centren besitzen, mögen hier noch einige nähere Angaben über die Erscheinungen folgen, die Goltz an demjenigen seiner großhirnlosen Hunde beobachtete, der am längsten die Operation überlebt hat[1]. Das Thier war am 27. Juni und 13. November 1889 in zwei Sitzungen der linken, am 17. Juni 1890 der ganzen rechten Hemisphäre beraubt worden. Es wurde am 31. December 1891 zum Zweck der vorzunehmenden Obduction getödtet: diese bestätigte im allgemeinen die vollständige theils direct, theils durch eingetretene Erweichungen secundär erfolgte Beseitigung der Großhirnhemisphären. Das Thier hatte demnach über 18 Monate die letzte Operation überdauert. Unmittelbar nach dieser war es völlig bewegungslos geworden. Aber schon am dritten Tage stellte sich die spontane Bewegungsfähigkeit wieder her. Das Thier ging im Zimmer hin und her und vermochte in den Weg gestellten Hindernissen auszuweichen, ohne erst gegen sie anzustoßen. Auf glattem Boden glitt es aus, richtete sich aber alsbald spontan wieder auf. Wurden die Fußzehen gewaltsam in eine falsche Lage gebracht, so verbesserte es beim Gehen sofort deren Stellung, um in normaler Weise mit der Fußsohle aufzutreten. Aus einer absichtlich angebrachten Versenkung hob der Hund das Bein, ohne in dieselbe hineinzufallen. Als er sich zufällig eine Verletzung der einen Hinterpfote zugezogen hatte, hob er bis zu erfolgter Heilung beim Gehen das verletzte Bein in die Höhe, ganz wie es normale Hunde zu thun pflegen. Der Tastsinn war abgestumpft; aber auf stärkere Tastreize reagirte das Thier, wobei freilich die Localisation der gereizten Stelle ziemlich unsicher blieb. Fasste man z. B. seinen linken Hinterfuß, so schnappte es zwar nach links, aber in der Regel in die Luft, ohne die fassende Hand zu erreichen. Auch die Empfindlichkeit des Gehörssinns war stark herabgesetzt; doch gelang es, durch starke Schalleindrücke das Thier aus dem Schlaf zu wecken. Geschmacksreize wurden empfunden. Während der Hund in Milch

[1] Goltz, Pflügers Archiv, Bd. 51, S. 520 ff.

getauchtes Fleisch, das man ihm vor den Mund hielt, ergriff und zerkaute, spie er in Chininlösung getauchtes Fleisch unter Verzerrung des Mundes wieder aus. Der Geruchssinn war natürlich, da bei der Operation die Riechnerven zerstört waren, völlig aufgehoben. Nahrung nahm daher der Hund anfangs nur zu sich, wenn sie ihm in den Mund gesteckt wurde; später gewöhnte er sich daran, Fleischstücke zu ergreifen und zu verschlingen und Milch zu trinken, sobald seine Schnauze damit in Berührung gebracht wurde. Von der ihm so zugeführten festen oder flüssigen Nahrung fraß oder trank dann das Thier so lange, bis es gesättigt war, worauf es sich hinzulegen und einzuschlafen pflegte. Die Functionen des Gesichtssinns äußerten sich, abgesehen von dem oben erwähnten Ausweichen vor Hindernissen, in der Reaction der Pupille auf Lichtreize. Dagegen zeigte sich das Thier gegenüber drohenden Geberden und Bewegungen oder gegenüber andern Thieren, die ihm entgegengehalten wurden, vollkommen unempfindlich. Damit zusammenhängend blieb es bis zum letzten Tage apathisch und stumpfsinnig. Von einem eigentlichen »Erkennen« und »Wiedererkennen« der Gegenstände war keine Rede. Die einzigen Gefühlsäußerungen bestanden in Knurren und Beißen bei starken Hautreizen und in unruhigeren Bewegungen bei Hunger. Immerhin zeigte sich die schon beim Ausweichen vor Hindernissen zu Tage tretende Anpassung der Bewegungen an die wechselnden Bedingungen der Sinneseindrücke in gesteigertem Maße bei dem folgenden Versuch. Aus zwei langen Brettern wurde ein blind endigender Gang hergerichtet, der ungefähr doppelt so lang wie das Thier und so eng war, dass es sich nicht umzudrehen vermochte. Als das Thier in diesen Gang hineingebracht war, ging es zunächst bis zum Ende desselben, richtete sich dann eine Zeit lang vergeblich an der Wand, auf die es stieß, in die Höhe, fing aber hierauf an rückwärts zu gehen und gelangte durch diesen Krebsgang schließlich ins Freie. Dies ist wohl derjenige Versuch an dem großhirnlosen Thier, dessen Resultat einer sogenannten »Intelligenzäußerung« am nächsten zu kommen scheint. Nichts desto weniger wird auch in diesem Fall offenbar jenes Gebiet von Anpassungen der reagirenden Bewegungen an die Sinnesreize nicht überschritten, in dessen Grenzen es unstatthaft bleibt, von einer eigentlichen »Reflexion«, einer Wahl zwischen verschiedenen Möglichkeiten zu sprechen. Natürlich könnte man die Symptome selbst, für sich allein betrachtet, als Willkürhandlungen deuten. Eine andere Frage ist es aber, ob der ganze Zusammenhang der Erscheinungen eine solche Deutung gestattet. Diese Frage wird man wohl aus demselben Grunde verneinen müssen, aus dem es z. B. nicht angeht, das Ausweichen vor Hindernissen auf ein eigentliches »Erkennen« der Objecte zu beziehen, welches letztere in diesem Fall durch andere Symptome widerlegt wird. Mit der Ausschließung eigentlicher Intelligenzäußerungen und Willkürhandlungen ist aber natürlich nicht gleichzeitig ausgeschlossen, dass die Handlungen des großhirnlosen Thieres zum Theil Bewusstseinsvorgänge sind. Dass sie als solche und in diesem Sinne nicht bloß als rein mechanische Reflexe gedeutet werden können, werden wir mindestens für in hohem Grade wahrscheinlich ansehen müssen. Doch kann auf diese Frage erst bei der psychologischen Erörterung des Bewusstseinsbegriffs näher eingegangen werden. (Vgl. unten Abschn. V.)

b. Functionen des Mittel- und Zwischenhirns beim Menschen.

Beim Menschen, dem in dieser Beziehung wohl die übrigen Primaten annähernd gleichzustellen sind, hat, wie wir sowohl nach den Verhältnissen der Leitungsbahnen wie nach den durch pathologische Defecte eintretenden Störungen annehmen dürfen, das in der Wirbelthierreihe mehr und mehr hervortretende Uebergewicht des Vorderhirns eine Grenze erreicht, bei der jene Centren ihre ursprüngliche relative Selbständigkeit am meisten eingebüßt haben. Freilich stehen uns auch beim Menschen Fälle, die einer völligen Ausschaltung des Vorderhirns bei dauernd erhaltener Function der mittleren Hirngebiete gleichkämen, aus begreiflichen Gründen nicht zu Gebote. Bei begrenzten Läsionen der Vier- und Sehhügel scheint aber hier eine Restitution der Functionen durch Stellvertretung in coordinirten oder übergeordneten Hirntheilen in weitem Umfange möglich zu sein. Immerhin ist bei den Vierhügeln die enge Beziehung des vorderen Paares zu den Sehfunctionen an den Störungen der Augenbewegungen bemerklich, die die Läsionen dieser Theile begleiten, während optische Sensibilitätsstörungen beim Menschen hauptsächlich erst auftreten, wenn der Kniehöcker ergriffen ist. Dagegen sind in einzelnen Fällen, was gleichfalls mit den Verhältnissen der Leitungsbahnen zusammenstimmt, bei Verletzungen des hinteren Hügelpaares Gehörsstörungen wahrgenommen worden. Ebenso stimmt es sowohl mit den anatomischen Thatsachen wie mit den Ergebnissen der Thierversuche, dass bei Läsionen der Thalami bald Anästhesie bald Motilitätsstörungen oder beide in Verbindung mit einander vorkommen. Freilich spricht es zugleich für die umfangreichen Stellvertretungen, die hier gerade beim Menschen möglich sind, dass man solche Störungen zuweilen auch völlig symptomlos verlaufen sah[1]. Liegt hierin bereits ein quantitativer Unterschied gegenüber den viel intensiveren Ausfallserscheinungen bei Thieren, so zeigt sich ein solcher auffallender noch in der weiteren Thatsache, dass gerade jene Erscheinungen, die bei den Thierversuchen von den Fischen bis herauf zu den Säugethieren die constantesten Wirkungen einseitiger Läsionen dieses Gebietes sind, die zwangsmäßigen Kreisbewegungen, beim Menschen höchstens in schwachen Spuren, z. B. in der Form dauernder Ablenkungen der Augen oder einseitiger Ausführung mimischer Bewegungen, anzutreffen sind[2]. Zwei Momente scheinen hierbei bestimmend zu sein: einmal die willkürliche Unterdrückung der Symptome, und sodann die umfassenderen Selbstregulirungen und Stellvertretungen, die diesen

[1] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 204 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 586 ff.

[2] WERNICKE, Lehrbuch der Gehirnkrankheiten, Bd. 1, S. 370.

Störungen im menschlichen Gehirn entgegenarbeiten. Beide Momente weisen darauf hin, dass zwar die Grundfunctionen dieses Hirngebietes beim Menschen mit denen übereinstimmen, die ihm in der ganzen Thierreihe zukommen, dass aber die relative Bedeutung desselben im Verhältniss zu den übergeordneten Hirntheilen eine geringwerthigere geworden ist. Zusammengesetzte Reflexcentren für die hauptsächlichsten Sinnesgebiete, Gesichts-, Gehörs- und Tastsinn, und zusammenfassende Regulationscentren für die von den höheren Hirntheilen ausgehenden motorischen Erregungen sind sie geblieben. Aber neben ihnen haben andere Regulirungseinrichtungen sowie die selbständigen Auslösungsvorgänge innerhalb des Vorderhirns eine erhöhte Bedeutung gewonnen, so dass eine Uebernahme psychischer Functionsreste von Seiten dieser Hirngebiete beim Hinwegfall der Vorderhirntheile, wie eine solche noch beim Hunde beobachtet wird, beim Menschen kaum wahrscheinlich sein dürfte.

c. Streifenhügel und Linsenkern.

Streifenhügel und Linsenkern gehören morphologisch zum Vorderhirn (S. 123 f.). Doch scheinen diese in ihrer Function noch wenig aufgeklärten Gebilde in die Tiefe verlegte Rindengebiete zu sein, die den Mittel- und Zwischenhirnganglien speciell zugeordnet sind, wie das schon in den umfangreichen Faserverbindungen, die sie besonders mit dem Thalamus darbieten, hervortritt (Fig. 74, S. 176). Für diese Auffassung sprechen nun auch die sowohl in Thierversuchen wie beim Menschen nach Läsionen dieser Gebilde beobachteten Erscheinungen. Sie bestehen durchweg in paralytischen Symptomen oder, wenn erregende Einwirkungen stattfinden, in gesteigerten Bewegungen. Auch hier werden aber wieder, namentlich beim Menschen, die Ausfallserscheinungen vorzugsweise bei rascher Entstehung der Läsionen beobachtet; langsam wachsende Geschwülste können unter Umständen völlig symptomlos verlaufen. Hastige Laufbewegungen hat ferner NOTHNAGEL nach mechanischer oder chemischer Reizung des gestreiften Kerns beim Kaninchen beobachtet[1]. Aehnliche sah schon MAGENDIE nach der völligen Abtragung der Streifenhügel[2]. Dagegen scheinen anästhetische Erscheinungen bei Verletzungen dieser Gebilde zu fehlen[3]. Bei den intensiven Störungen, welche rasch entstehenden Läsionen des Streifenhügels zu folgen pflegen, ist übrigens der Verdacht nicht ausgeschlossen, dass sie durch Einwirkungen auf die in der inneren Kapsel

[1] NOTHNAGEL, VIRCHOWS Archiv, Bd. 57, S. 209.

[2] MAGENDIE, Leçons sur les fonctions du système nerveux, T. 1, p. 280. Vgl. auch SCHIFF, Lehrb. d. Physiol. Bd. 1, S. 340.

[3] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 262 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 584.

zur Großhirnrinde emporsteigenden Pyramidenbahnen verursacht seien. Abgesehen von den Beziehungen zu Mittel- und Zwischenhirn lassen endlich die anatomischen Thatsachen solche zum Kleinhirn annehmen. In der That hat man bei angeborenem Kleinhirnmangel zugleich Atrophie der Streifenhügel, besonders der Linsenkerne, beobachtet[1].

5. Functionen des Kleinhirns.

Die Function des Kleinhirns gehört zu den dunkelsten Partien in der Physiologie der Centralorgane. Schon durch die umfangreichen Verbindungen, in denen es mit zahlreichen andern Centraltheilen, mit dem verlängerten Mark, dem Mittel- und Zwischenhirn und vor allem mit der Großhirnrinde steht, wird dies begreiflich. Denn auf der einen Seite lässt sich in Folge dieser Verhältnisse nur schwer bestimmen, ob zerstörende Einwirkungen, die jene andern Hirntheile treffen, zugleich Ausschaltungen der zugehörigen Kleinhirnfunctionen zur Folge haben. Auf der andern Seite aber lässt sich ebenso wenig mit Sicherheit ermessen, inwiefern die bei Läsionen und Defecten des Kleinhirns zu beobachtenden Störungen nicht dadurch verursacht sind, dass jene Hirntheile, mit denen es in Verbindung steht, dadurch indirect ebenfalls betroffen werden. Dazu kommt, dass sich gerade beim Kleinhirn wieder Compensationen durch erhöhte oder stellvertretende Leistungen anderer Centraltheile in besonderem Maße geltend zu machen scheinen. Es liegen also hier ebenso viele Gründe zur Ueber- wie zur Unterschätzung der Bedeutung dieses Organes vor, und diese Unsicherheit wird nicht wenig durch die allen centralen Ausfallserscheinungen eigene, in diesem Fall aber besonders stark hervortretende Vieldeutigkeit der Symptome vergrößert.

Diese Symptome selbst bestehen nun hauptsächlich in Bewegungsstörungen. Nach vollständiger Entfernung des Kleinhirns bei Thieren werden alle Bewegungen schwankend und unsicher, taumelnd oder zitternd, wobei jedoch der Einfluss des Willens auf die einzelnen Muskeln nicht aufgehoben wird. Nach der Durchschneidung einzelner Kleinhirntheile sowie der Kleinhirnstiele, die übrigens in ihren Ausstrahlungen bei allen tiefergehenden Verletzungen des Kleinhirns mitgetroffen werden, treten meist einseitige Bewegungsstörungen auf. Nach einem Schnitt durch die vorderste Gegend des Wurms pflegen die Thiere nach vorwärts zu fallen; bei ihren spontanen Bewegungen ist der Körper vorn übergeneigt, fortwährend zum wiederholten Fallen bereit. Ist der hintere Theil des Wurms

[1] FLECHSIG, Plan des menschl. Gehirns, S. 41.

durchschnitten, so wird der Körper nach rückwärts gebeugt, und es treten leicht Rückwärtsbewegungen ein. Ist die eine Seitenhälfte verletzt oder abgetragen, so fällt das Thier durch einseitige Contraction der entsprechenden Muskeln auf die der Verletzung entgegengesetzte Seite, und daran schließen sich meist heftige Drehbewegungen um die Körperachse. Außerdem bemerkt man im Moment des Schnitts convulsivische Bewegungen der Augen, denen gewöhnlich eine dauernde Ablenkung nachfolgt. Diesen Ausfallssymptomen entsprechen im allgemeinen auch die bei elektrischer Erregung einzelner Theile der Kleinhirnrinde beobachteten Reizungserscheinungen: sie sind durchweg, wie jene, gleichseitige, im Unterschiede von den gekreuzt eintretenden Folgen der Großhirnverletzungen, und bestehen in krampfhaften Bewegungen des Kopfes, der Wirbelsäule, der Augen[1].

Den Beobachtungen an Thieren entsprechen die klinischen Erfahrungen beim Menschen. Bewegungsstörungen sind ebenfalls das constanteste Symptom. Sie bestehen meist in unsicherem und schwankendem Gang, zuweilen auch in ähnlichen Bewegungen des Kopfes und der Augen; weniger scheinen die Vorderextremitäten ergriffen zu sein, und nur selten sind auch hier beim Menschen jene gewaltsamen Drehbewegungen beobachtet, die bei Thieren die einseitigen Verletzungen der Seitentheile oder der mittleren Kleinhirnstiele begleiten[2]. Uebrigens sind die Bewegungsstörungen beim Menschen dann am intensivsten, wenn der Wurm der Sitz des Leidens ist, wogegen namentlich beschränktere Veränderungen in einer der Hemisphären symptomlos verlaufen können. Nur bei völligem Wegfall dieser Theile oder in den seltenen Fällen von Atrophie des ganzen Organs scheinen tiefgreifende Störungen einzutreten, die dann aber nicht bloß die Bewegungen treffen und wegen ihrer complicirten Beschaffenheit nur schwer eine Deutung zulassen[3]. Störungen der

[1] LUCIANI, Il Cervelletto, nuovi studi. 1891, p. 49. Deutsch von FRAENKEL. 1893. Mit den Ergebnissen dieser eingehendsten experimentellen Forschungen über das Kleinhirn stimmen im allgemeinen auch die Beobachtungen von NOTHNAGEL (VIRCHOWS Archiv, Bd. 68, S. 33), FERRIER (Functionen des Gehirns, S. 108), BECHTEREW (PFLÜGERS Archiv, Bd. 39, S. 362) sowie die älteren von SCHIFF (Physiologie, Bd. 1, S. 353) überein. Nur über die Richtung der Zwangsbewegungen bei einseitigen Durchschneidungen divergiren zum Theil die Angaben, wahrscheinlich weil dabei die Kleinhirnstiele an verschiedenen Stellen getroffen wurden.

[2] LUCIANI, Il Cervelletto, nuovi studi. 1891, p. 32. LADAME, Hirngeschwülste, S. 93. WERNICKE, Gehirnkrankheiten, Bd. 3, S. 353. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 624.

[3] In einem Fall, in welchem das Kleinhirn und der Pons vollständig fehlten, waren willkürliche Bewegungen möglich, doch war große Muskelschwäche vorhanden, die Patientin fiel häufig, und ihre Intelligenz war sehr mangelhaft. (LONGET, Anatomie et physiol. du système nerveux, T. 1, p. 764.) Beobachtungen von KIRCHHOFF über einige Fälle von Atrophie und Sklerose des Kleinhirns stimmen damit im wesentlichen überein. (Archiv f. Psychiatrie. Bd. 12, S. 647 ff.) In einem Falle HITZIGS von übrigens nur theilweiser Atrophie war zwar die Intelligenz, nicht aber die Bewegung gestört. HITZIG selbst nimmt an,

Sensibilität scheinen bei Affectionen, die auf das Kleinhirn beschränkt bleiben, sogar bei völliger Atrophie des Organs, nicht vorzukommen. Ein charakteristisches subjectives Symptom dagegen, das sich an die Cerebellarerkrankungen des Menschen häufiger als an andere centrale Störungen gebunden zeigt, ist der Schwindel, der die Bewegungsstörungen begleitet. Wahrscheinlich sind demnach auch die Schwindelanfälle, die ein durch das Hinterhaupt geleiteter starker galvanischer Strom beim gesunden Menschen hervorbringt, theilweise wenigstens durch den Einfluss auf das Cerebellum verursacht[1]. Ebenso ist eine Betheiligung des letzteren bei gewissen toxischen Einwirkungen, die Schwindel herbeiführen, zu vermuthen[2]. Schwindelerscheinungen können aber im allgemeinen auf doppeltem Wege entstehen: erstens durch die Functionsstörung bestimmter peripherer Sinnesapparate, deren Eindrücke das Zustandekommen solcher Empfindungen vermitteln, welche die Vorstellung des statischen Gleichgewichts des Körpers während der Ruhe und Bewegung hervorbringen; und zweitens durch centrale Functionsstörungen, die irgendwie geeignet sind, das normale Verhältniss zwischen den Sinneseindrücken und den Bewegungen oder Bewegungsvorstellungen zu verändern. Einen Sinnesapparat der ersteren Art werden wir später in den Ampullen und Bogengängen des Ohrlabyrinths kennen lernen[3]. Ihm gegenüber scheint das Kleinhirn zwar nicht ausschließlich, aber doch am häufigsten der centrale Sitz von Schwindelsymptomen zu sein. Bei der räumlichen Nähe des Ohrlabyrinths und dieses Centralorgans ist es begreiflich, dass beide Formen der Gleichgewichtsstörung schwer auseinander zu halten sind. Ueberdies stehen sie aber auch wohl in functionellem Zusammenhang, da der Nervus vestibularis, der den Vorhof und die Bogengänge mit sensibeln Fasern versorgt, zahlreiche Vertretungen zum Kleinhirn entsendet[4]. Diese Beziehungen zum Bogenlabyrinth sind vielleicht am ehesten geeignet, den Einfluss des Kleinhirns auf die Körperbewegungen aufzuklären, wenn wir bedenken, dass das Kleinhirn von allen andern Sinnesgebieten und namentlich auch von den die räumliche Auffassung der Eindrücke vermittelnden, dem Gesichts- und Tastsinn, massenhafte Vertretungen aufnimmt. Wo nämlich der Entstehung des Schwindels bestimmt

---

dass dabei umfangreiche Stellvertretungen, namentlich auch von Theilen des Großhirns aus, eingetreten seien. (Ebend. Bd. 15, S. 266 ff.)

[1] PURKINJE, RUSTs Magazin der Heilkunde, Bd. 23, 1827, S. 297. HITZIG, Das Gehirn, S. 196 ff. Der Schwindel. 1898. (S.-A. aus NOTHNAGELS Pathologie, Bd. 9.) S. 36 ff.

[2] Von FLOURENS, LUSSANA, RENZI wurden überdies nach starker Alkoholeinwirkung Blutergüsse im Cerebellum beobachtet. Siehe RENZI in SCHMIDTs Jahrb. Bd. 124, S. 158.

[3] Vgl. Abschn. III.

[4] BECHTEREW, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 361.

nachweisbare subjective oder objective Ursachen zu Grunde liegen, da können diese in der Regel auf die allgemeine Bedingung zurückgeführt werden, dass die normale Zuordnung der Sinneseindrücke zu den Bewegungen des Körpers irgendwie gestört ist. Diese Störung kann aber im einzelnen wieder in sehr mannigfaltiger Weise sowohl central wie peripherisch veranlasst sein. So schwindelt es dem Ungeübten beim Gehen auf dem Eise. Die Unsicherheit des Sehens, die bei Amblyopischen oder Schielenden oder auch bei normalsichtigen Menschen in Folge der Verdeckung des einen Auges eintritt, ist nicht selten von Schwindel begleitet. Noch ausgeprägter stellt sich dieser bei den Gehbewegungen Solcher ein, bei denen eine Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge die Tastempfindungen abstumpft oder aufhebt. Indem hier der Patient den Widerstand des Bodens nicht mehr in gewohnter Weise empfindet, verliert er das Gleichgewicht: er wankt und sucht sich durch Balanciren mit den Armen vor dem Sturz zu bewahren[1]. Diese Erscheinungen beweisen zugleich, wie unerlässlich die Coordination der Sinneseindrücke und der Bewegungen für die richtige Ausführung nicht nur der unwillkürlichen, sondern auch der willkürlichen Bewegungen ist. Auch bei den letzteren ist ja im allgemeinen nur der Zweck, welcher erreicht werden soll, deutlich bewusst, während die Mittel, durch die dieser Zweck erreicht wird, dem Automatismus der zweckmäßig in einander eingreifenden Bewegungen überlassen bleiben. In Folge dessen zeigt sich jeder einzelne Act einer zusammengesetzten willkürlichen Handlung genau angepasst den Eindrücken, die wir von unserm eigenen Körper und von den äußeren Objecten empfangen. Gemäß jener ausschließlichen Richtung der Willenshandlung auf den zu erreichenden Zweck nehmen aber jene die Bewegungen regulirenden Sinneseindrücke im allgemeinen nicht an der Vorstellung der Bewegung Theil, und selbst der plötzliche Ausfall der regulirenden Eindrücke wird zumeist nur indirect, durch die eintretende Störung der Bewegungen und die von ihr abhängigen subjectiven Erscheinungen, wahrgenommen.

Nun können irgend welche durch centrale Ursachen veranlasste Bewegungsstörungen im allgemeinen auf vierfache Weise zu stande kommen: sie können erstens paralytische Erscheinungen sein, also auf einer partiellen Aufhebung willkürlicher Bewegungen beruhen, oder zweitens als rein anästhetische Symptome auftreten, oder drittens aus motorischen Coordinationsstörungen bestehen, oder endlich viertens auf einer gestörten Beziehung der Empfindungen zu

[1] VON LEYDEN und GOLDSCHEIDER, Die Erkrankungen des Rückenmarks. NOTHNAGELS Handbuch der Pathologie, Bd. 10, S. 149.

den von ihnen abhängigen Bewegungen beruhen. Die erste dieser Möglichkeiten ist sofort ausgeschlossen, da paralytische Symptome nach der Hinwegnahme des Kleinhirns oder einzelner Theile desselben nicht vorkommen; zudem wird nie in Folge rein motorischer Lähmungen Schwindel beobachtet. Eher könnte man an die zweite denken. In der That ist dies insofern geschehen, als man in dem Kleinhirn ein Organ des sogenannten Muskelsinnes vermuthete[1]. Aber auch diese Ansicht lässt sich kaum mit der Thatsache vereinigen, dass in den Fällen von Atrophie des Kleinhirns beim Menschen sowie nach der völligen Exstirpation desselben bei Thieren immerhin noch active Ortsbewegungen stattfinden können, die, wenn sie auch schwankend und unsicher sind, doch eine gewisse Empfindung in den Muskeln der Ortsbewegung voraussetzen lassen. Ebenso wenig kann aber von einer Aufhebung anderer Empfindungen die Rede sein. Als motorisches Coordinationscentrum hat zuerst FLOURENS[2] das Kleinhirn gedeutet, und seine Anschauung hat bis in die neueste Zeit bei Physiologen wie Klinikern nachgewirkt. Aber dieser Begriff ist zunächst zu unbestimmt, um die specifische Form der durch das Kleinhirn vermittelten Coordination zu charakterisiren, da es vom Rückenmark an kein einziges motorisches Centralgebiet gibt, in dem nicht irgend eine Coordination von Bewegungen stattfände. Sodann sprechen auch hier die Schwindelerscheinungen gegen eine solche Deutung, da dieselben stets auf die Betheiligung irgend welcher Empfindungsstörungen hinweisen. So bleibt nur die vierte der obigen Annahmen als die wahrscheinlichste übrig, nach welcher durch die Functionshemmung des kleinen Gehirns die Einwirkung jener sensibeln Eindrücke gestört wird, welche unmittelbar auf die vom Großhirn ausgehende Bewegungsinnervation einen regulirenden Einfluss ausüben.

Durch diese Annahme würde es sich ohne weiteres erklären, dass die nach Läsionen des Kleinhirns eintretenden Störungen den durch partielle Anästhesie verursachten Symptomen verwandt sind, jedoch sich von ihnen wesentlich dadurch unterscheiden, dass bei den Cerebellarerscheinungen nirgends eine Aufhebung der Empfindungen zu beobachten ist. Da alle bewussten Empfindungen fortdauern, so kann aber nur ein Hinwegfall solcher Eindrücke angenommen werden, welche direct und ohne vorherige Umsetzung in bewusste Empfindungen auf die Bewegungen einwirken. Ebensowenig werden die willkürlichen Bewegungen an sich aufgehoben, da selbst nach vollständiger Zerstörung des Cerebellum der Wille noch über jeden einzelnen Muskel seine

[1] LUSSANA, Journal de la physiol. t. 5, p. 418. t. 6, p. 169. LUSSANA et LEMOIGNE, Fisiologia dei centri nervosi. 1871. Vol. 2, p. 219.
[2] FLOURENS, Recherches expérimentales[2], p. 28.

Herrschaft ausüben kann. Hierdurch wird es wiederum begreiflich, dass sich die Störungen nach Kleinhirnverletzungen allmählich ausgleichen können. Diese Ausgleichung geschieht, indem mittelst der fortdauernden bewussten Empfindungen die Bewegungen neu regulirt werden. Aber eine gewisse schwerfällige Unsicherheit bleibt immer zurück. Man sieht es den Bewegungen an, dass sie erst aus einer Art Ueberlegung hervorgehen müssen. Jene unmittelbare Sicherheit der Bewegungen, wie sie das unverletzte Thier besitzt, ist verloren oder wird doch erst allmählich und in Folge einer länger dauernden neuen Einübung einigermaßen wieder erworben. Auch hier kommt demnach das Princip der mehrfachen Vertretung der Körpertheile im Gehirn zur Geltung. Das kleine Gehirn scheint der unmittelbaren Regulation der Willensbewegungen durch die Sinneseindrücke bestimmt zu sein. Es würde danach dasjenige Centralorgan sein, welches die von der Großhirnrinde aus angeregten Bewegungen des thierischen Körpers in Einklang bringt mit der Lage desselben im Raume. Was uns die Anatomie über den Verlauf der ein- und austretenden Leitungswege gelehrt hat, steht in zureichender Uebereinstimmung mit dieser Auffassung. In den untern Kleinhirnstielen nimmt dieses Organ eine Vertretung der allgemeinen sensorischen Bahn auf, die von Seiten des Sehnerven und der vordersten sensibeln Hirnnerven wahrscheinlich ergänzt wird durch Fasern, die im vordern Marksegel und in den Bindearmen verlaufen. Seine obere Verbindung aber geschieht durch die Binde- und Brückenarme, durch die es theils mit den vordern Hirnganglien, theils mit den verschiedensten Theilen der Großhirnrinde in Zusammenhang steht[1]. Die umfangreichen Vertretungen des Hörnerven im Kleinhirn (Fig. 77, S. 181) lassen sich endlich wohl dem nämlichen Gesichtspunkt unterordnen. Denn wenn das Kleinhirn überhaupt jene sensorische Zweigbahn ablenkt, welche Eindrücke leitet, die von directem, nicht erst durch bewusste Empfindungen vermitteltem Einfluss auf die Willensbewegungen sind, so scheint es dem ganz zu entsprechen, dass derjenige Sinnesnerv in der nämlichen Bahn vertreten ist, der bestimmten objectiven Sinneseindrücken eine specifische Beziehung zur Bewegung gibt, da sich rhythmischen Schalleindrücken unsere Bewegungen unwillkürlich in entsprechendem Rhythmus anpassen.

---

[1] Bei der nahen Beziehung der Oliven zu den Leitungsbahnen des Kleinhirns (vgl. S. 168 ff.) ist es erklärlich, dass die Verletzung derselben ähnliche Bewegungsstörungen veranlasst wie die des Kleinhirns selbst. In der That wurden solche von BECHTEREW beobachtet. (PFLÜGERs Archiv, Bd. 29, S. 257.) Entsprechende Gleichgewichtsstörungen fand derselbe außerdem regelmäßig nach Verletzung der Wände des dritten Hirnventrikels. (Ebend. Bd. 31, S. 479.)

Die Verhandlungen über die Functionen des Kleinhirns sind gegenwärtig noch keineswegs zum Abschlusse gelangt. Nur darüber besteht wohl ziemlich allgemeine Uebereinstimmung, dass dieses Organ, wie anatomisch, so auch functionell den übrigen Gebieten des Centralorgans, namentlich auch dem Großhirn in relativer Selbständigkeit gegenübersteht, so dass keine einzige Function, insbesondere also auch weder Empfindung noch Bewegung, sogar nach vollständiger Elimination des Organs ganz aufgehoben wird, dass aber tiefgreifende Störungen in der Coordination der Functionen erfolgen. Eben wegen dieser relativen Selbständigkeit, die doch zugleich beim Menschen und bei den höheren Thieren mit einer wichtigen schon in der Structur und Masse des Organs sich aussprechenden hohen Bedeutung desselben verbunden sein muss, hat nun aber eine nähere Bestimmung der Natur der vom Kleinhirn bewirkten »Coordinationen« oder »Regulationen« sehr große Schwierigkeiten, und es ist einigermaßen begreiflich, dass man sich manchmal noch ganz mit diesen unbestimmten Begriffen begnügt, die eben deshalb, weil sie mehr oder minder für jedes Centralorgan zutreffen, ziemlich nichtssagend sind. In gerechtfertigter Opposition gegen diese Unbestimmtheit hat LUCIANI zunächst den entgegengesetzten Weg einzuschlagen gesucht, indem er die Erscheinungen möglichst nach ihren einzelnen Richtungen hin zu analysiren und auf gesonderte Symptomengruppen zurückzuführen unternahm. Demnach sind es hauptsächlich d r e i Ausfallssymptome, die er als die für die Cerebellarläsionen charakteristischen betrachtet: die Asthenie, Atonie und Astasie. Die Bewegungen entbehren der normalen Energie (Asthenie), der Muskeltonus ist vermindert (Atonie), und die Bewegungen sind unsicher, nicht zusammenstimmend (Astasie)[1]. Man hat gegen diese Charakteristik wohl nicht mit Unrecht bemerkt, dass die hier unterschiedenen Symptome zum Theil eng zusammenhängen, indem z. B. Atonie und Asthenie immer zusammen vorkommen[2]. Betrachtet man aber die erwähnten Ausdrücke lediglich als Collectivbegriffe für gewisse Theilzustände, so dürften sie in der That das Wesentliche der Cerebellarsymptome ausdrücken. Das Hauptgewicht für die Deutung der Erscheinungen ist jedoch zweifellos demjenigen unter diesen Begriffen beizulegen, welcher der am meisten charakteristische und freilich auch der complicirteste ist: der »Astasie«. Dieses Verhältniss scheint mir nun LUCIANI dadurch einigermaßen verschoben zu haben, dass er eigentlich auf die beiden ersten, allerdings einer einfacheren Deutung fähigen Begriffe, die Asthenie und Atonie das Hauptgewicht legt. In Folge dessen ist er geneigt, in dem Kleinhirn in erster Linie einen Apparat zur Erzeugung nervöser Kraft zu erblicken, ein »Hülfs- oder Verstärkungssystem« für das gesammte Cerebrospinalorgan, in welchem nicht besondere specifische Functionen ihren Sitz hätten, sondern welches das g a n z e Nervensystem in seinen Functionen unterstütze. Damit bringt er auch die t r o p h i s c h e n Störungen in Zusammenhang, die namentlich nach völliger Ausrottung des Kleinhirns nach längerer Zeit eintreten, und die in Muskelatrophie, Hautentzündungen, Decubitus u. dergl. zu bestehen pflegen. Nun sind diese Störungen sowie die vielleicht in einer gewissen Beziehung zu ihnen stehende auffallende Kraftlosigkeit der Bewegungen sicherlich sehr bemerkenswerthe Symptome. Aber es bleibt doch die Möglichkeit, dass die

---

[1] LUCIANI, Das Kleinhirn. S. 282.
[2] FERRIER, Brain, Vol. 17, 1894, p. 1 ff.

»Atonie« und »Astasie« der Bewegungen mit einander zusammenhängende Erscheinungen sind, bei denen der Einfluss sensibler Eindrücke eine Rolle spielt. Sahen wir doch schon beim Rückenmark die Tonuserscheinungen eng an die dauernde Wirkung sensibler Eindrücke gebunden (S. 88). Trophische Störungen aber, wie sie nach den Ausrottungen des Cerebellum beobachtet werden, treten bei allen dauernden Innervationsstörungen, nach Lähmungen sensibler wie motorischer Nerven, ein, und es scheinen dabei stets directe trophische Einflüsse der Nervencentren und indirecte, die in der Aufhebung der Functionen ihren Grund haben, zusammenzuwirken. LUCIANI legt besonderes Gewicht auf die von ihm beobachtete Thatsache, dass Hunde, denen das Kleinhirn zerstört war, ins Wasser geworfen noch regelrechte Schwimmbewegungen ausführten. Dieser Versuch bestätigt aber doch nur in einer sehr vollkommenen Weise, dass ohne Mithülfe des Kleinhirns alle Hauteindrücke empfunden und alle Ortsbewegungen willkürlich ausgeführt werden können. Gerade bei den Schwimmbewegungen wird nun unter Umständen eine fortwährende willkürliche Steuerung, die etwa unwillkürlich entstandene Incoordinationen wieder ausgleicht, eintreten können, weil in diesem Fall jeder Nachlass der Bewegung die Gefahr des Ertrinkens nach sich zieht. Das Thier, das bei seinen Gehbewegungen fortwährend taumelt, wird beim Schwimmen in jedem Moment genöthigt, sich mit aller Anstrengung seines Willens über dem Wasser zu halten. Mit der hier vertretenen Auffassung von der Function des Kleinhirns, die im wesentlichen schon in der 1. Auflage des vorliegenden Werkes (S. 220) von mir entwickelt worden ist, stimmen namentlich auch die Ausführungen überein, die vom pathologischen Standpunkte aus KAHLER und PICK über das Verhältniss anderer Formen sogenannter Ataxie zu den cerebellaren Symptomen gegeben haben[1]. Auch scheint sich HITZIG in seiner Interpretation der cerebellaren Schwindelsymptome der gleichen Anschauung zu nähern[2]. Für die Erklärung dieser sowie der Ausfallserscheinungen überhaupt dürfte aber vor allem der oben geltend gemachte Gesichtspunkt in Betracht kommen, dass bei den vom Großhirn ausgehenden Willensimpulsen die einzelnen zweckmäßigen Coordinationen und Regulationen der Bewegungen im allgemeinen stets unabhängig vom Willen, also automatisch erfolgen, und dass sie sich anderseits immer nach den einwirkenden Empfindungseindrücken richten müssen. Diese den Centralorganen zugeführten Eindrücke mögen je nach Umständen zugleich deutlich oder dunkel oder in manchen Fällen auch gar nicht bewusst sein, jedenfalls setzen sie sich nicht erst im Bewusstsein in die nach ihnen sich richtenden Bewegungsimpulse um. Man könnte demnach vielleicht das Cerebellum geradezu als ein Hülfsorgan bezeichnen, welches das Großhirn von einer großen Zahl von Nebenfunctionen entlaste, die ursprünglich unter der fortwährenden Controle des Willens eingeübt worden sind, und für die daher auch das Großhirn selbst immer wieder theilweise eintreten kann. Dabei mag dann aber jene erste Einübung hier, wie in manchen andern Fällen, ebensowohl erst während des individuellen Lebens wie in der vorausgegangenen Lebensgeschichte der Species erfolgt sein, die vor allem auch in der Organisation der Centraltheile ihre bleibenden Spuren zurückgelassen hat.

[1] KAHLER und PICK, Beiträge zur Pathologie und pathologischen Anatomie des Centralnervensystems, 1879, S. 58.
[2] HITZIG, Der Schwindel, S. 42 ff.

Dem Cerebellum selbst irgend eine Betheiligung an den Bewusstseinsfunctionen oder gar ein niedrigeres Separatbewusstsein, ein sogenanntes »Unterbewusstsein« beizulegen, scheint mir damit ausgeschlossen zu sein. Denn eben jene Ausbildung zu einem sensumotorischen Regulationscentrum, bei der die einzelnen den Endzwecken einer Willenshandlung sich unterordnenden zweckmäßigen Zuordnungen der einzelnen Bewegungsacte zu den Empfindungseindrücken allmählich dem Bewusstsein entzogen werden, kann man sich im allgemeinen nur so denken, dass sich unter der Einwirkung bestimmt gerichteter cerebraler Innervationen ein automatisch functionirender centraler Mechanismus ausgebildet hat, bei dem nun immer nur die ersten auslösenden Impulse einem Hülfscentrum übermittelt werden, das automatisch functionirende Selbstregulirungen enthält, die jede einzelne Bewegung den gerade stattfindenden Empfindungseindrücken anpassen. Dabei können natürlich diese Eindrücke entweder nebenbei durch ihre besondere Zuleitung zum Sinnescentrum auch zum Bewusstsein gelangen, oder sie können, weil eine solche Zuleitung nicht erfolgt, oder weil sie gehemmt wird, unbewusst bleiben, — für die Selbstregulirungen als solche ist dies gleichgültig. Wohl aber kann es in Folge solcher direct zum Großhirn gelangender und von ihm beantworteter Sensationen eintreten, dass Störungen in dem cerebellaren Mechanismus der sensumotorischen Selbstregulirungen wieder ausgeglichen werden. Namentlich wird dies so lange möglich sein, als die Läsionen nur partielle sind, also neue Einübungen und Zuordnungen sich ausbilden können, wogegen allerdings bei völliger Ausschaltung des Kleinhirns immer nur eine Milderung der Symptome durch die fortwährende Hintanhaltung der Störungen mittelst stärkerer Inanspruchnahme der cerebralen Functionen geschehen kann. Wie man sich nun freilich diese muthmaßlich durch das Kleinhirn vermittelten Selbstregulirungen der Willensbewegungen näher denken soll, diese Frage ist um so schwerer zu beantworten, je mehr über den Richtungen und Endigungen der im Kleinhirn sich begegnenden Leitungswege noch manches Dunkel schwebt. Geht man von der zunächst durch die anatomischen Verhältnisse nahegelegten Voraussetzung aus, dass dieses Organ einerseits centripetale, der Gesammtheit der sensibeln Körpertheile entstammende Bahnen aufnimmt, und anderseits intracentrale, aber in Bezug auf das Cerebellum selbst centrifugale Bahnen zu den sämmtlichen centromotorischen Regionen der Großhirnrinde entsendet, so kann man sich vorstellen, im Kleinhirn würden die bei einer Bewegung wirksamen sensorischen Componenten (namentlich Tast- und Bewegungsempfindungen) zu einer Resultanten vereinigt, worauf dann diese, zur Großhirnrinde fortgeleitet, in die hier wirksamen centromotorischen Auslösungsprocesse eingreife. So ist z. B. der reguläre Verlauf der Gehbewegungen durchaus daran gebunden, dass die bei jedem einzelnen Schritt durch die Bewegung selbst erzeugten Empfindungseindrücke in regelmäßiger Folge sich wiederholen. Denken wir uns nun, eine solche rhythmische Folge sammle sich zu einer in die Willensimpulse automatisch eingreifenden Resultanten, die so lange sich gleich bleibt, als sich ihre Componenten unverändert erhalten, während sie mit den letzteren sofort in entsprechendem Sinne abweicht, so würde darin physiologisch ein Mechanismus der Selbstregulirung gegeben sein, der die centromotorischen Functionen der Großhirncentren gleichzeitig unterstützt und entlastet, und es würde daraus psychologisch die automatische, unbewusste Natur dieser Selbstregulirungen unserer Bewegungen, die doch zugleich dem

Eingreifen willkürlicher Correcturen und Neueinübungen Raum lässt, verständlich[1].

Neben dem Einfluss auf die Körperbewegungen, über deren Vorhandensein trotz verschiedener Deutungen kein Zweifel besteht, sind dem Kleinhirn zuweilen auch noch ganz andere Functionen zugeschrieben worden. So war man auf Grund der beim Mangel des Kleinhirns beobachteten Intelligenzstörungen (S. 274) und vielleicht auch im Hinblick auf die anatomische Thatsache, dass das Kleinhirn in den Brückenarmen mächtige Verbindungen mit dem Vorderhirn eingeht, manchmal geneigt, demselben eine Mitwirkung bei den sogenannten intellectuellen Functionen zuzuschreiben. Doch stehen dieser Annahme, abgesehen von jenen vereinzelten Beobachtungen, die sehr wohl auf begleitenden Veränderungen anderer Hirngebiete beruhen können, keine bestimmteren Anhaltspunkte zur Seite. Ebenso ist die Ansicht GALLS und seiner Schüler, dass das kleine Gehirn zu den Geschlechtsfunctionen in Beziehung stehe, gegenwärtig ziemlich allgemein aufgegeben[2]. Die kritiklose Weise, in welcher schon bei GALL und noch mehr bei den ihm folgenden Phrenologen, wie COMBE, Citate aus älteren Schriftstellern, mangelhaft untersuchte Krankheitsfälle und der Selbsttäuschung dringend verdächtige Beobachtungen zu einem Beweismaterial angehäuft werden, das lediglich durch seine Masse imponiren soll, würde selbst dann die Berücksichtigung verbieten, wenn nicht allen diesen Arbeiten von Anfang bis zu Ende die Voreingenommenheit des Urtheils aufgeprägt wäre. Allerdings muss bemerkt werden, dass gelegentlich auch Beobachter, denen eine ähnliche Befangenheit nicht zugeschrieben werden kann, wie R. WAGNER[3] und LUSSANA[4], eine solche Beziehung des Kleinhirns zu den Geschlechtsfunctionen für möglich hielten. Doch ist der Standpunkt dieser Beobachter dabei im allgemeinen der, dass sie die Annahme der Phrenologen nicht mit Sicherheit für widerlegbar halten. Diese negative Instanz ist aber natürlich kein haltbares Argument, und die Unsicherheit, in der sich unsere Kenntniss dieses Organs überhaupt befindet, führt selbstverständlich auch die Folge mit sich, dass irgend welche Vermuthungen über dessen Functionen nicht leicht mit apodiktischer Sicherheit widerlegt werden können. Damit hören sie nicht auf, leere Vermuthungen zu sein[5]. Auch stehen jenem Argument aus dem Nichtbeweis des Gegentheils doch zureichende positive Instanzen sowohl von experimenteller wie von pathologischer Seite gegenüber. So konnte LUCIANI bei Hunden das Kleinhirn vollständig exstirpiren, ohne dass eine Störung des Geschlechtstriebes eintrat; manchmal war sogar eine Steigerung der Brunsterscheinungen zu beobachten[6]. Ferner hat die Statistik der Kleinhirntumoren beim Menschen die Ansicht der Phrenologen nicht im geringsten bestätigt[7]. Nicht minder fehlt in der Symptomato-

---

[1] Vgl. dazu die Lehre von den Willenshandlungen in Abschn. IV.

[2] GALL, Anatomie et physiol. du système nerveux, tom. 3, 1818, p. 85. COMBE, On the fonctions of the cerebellum, 1838.

[3] R. WAGNER, Göttinger Nachrichten, 1860, S. 32.

[4] LUSSANA, Journ. de la physiol., tom. 5, p. 140.

[5] Ueber die Phrenologie überhaupt vgl. unten 6.

[6] LUCIANI, Das Kleinhirn, S. 198. Vgl. a. FERRIER, Die Functionen des Gehirns, S. 131 ff.

[7] LADAME, Hirngeschwülste, S. 99.

logie der Kleinhirnaffectionen, soweit sie objectiv auf Grund der Beobachtungen gegeben wird, jede hierher zu beziehende Andeutung[1].

6. Functionen der Grofshirnhemisphären.

a. Ausfallserscheinungen nach theilweiser Zerstörung des Vorderhirns.

Die Beobachtungen über die nach dem Wegfall des Vorderhirns übrig bleibenden psychophysischen Leistungen, denen wir größtentheils unsere Kenntniss der Functionen des Mittel- und Zwischenhirns verdanken (S. 260 ff.), lassen sich selbstverständlich auch verwerthen, um aus ihnen auf die Functionen der Großhirnhemisphären selbst Rückschlüsse zu machen. In der That hat man jene Ergebnisse häufiger in diesem letzteren, als in dem ersteren Sinne angewandt. Doch ist es klar, dass das positive Urtheil über den Verbleib gewisser Leistungen sicherer und bestimmter ist als das negative über den Wegfall solcher. Zudem machen sich gerade beim Vorderhirn einerseits die indirecten, durch die Ausbreitung von Erregungs- oder Hemmungswirkungen hervorgerufenen Störungen, die unmittelbar einem Eingriffe folgen, und anderseits die allmählich eintretenden Erscheinungen der Compensation und der Stellvertretung offenbar in viel höherem Grade geltend als bei den weiter zurückliegenden Hirntheilen. In Anbetracht dieser Momente sind daher auch die Ausfallserscheinungen, die in Folge von Defecten einzelner Theile der Großhirnhemisphären beobachtet werden, nicht ohne weiteres zu Schlüssen über die Function dieser Theile überhaupt zu verwerthen. Sowohl der physiologische Versuch wie die pathologische Beobachtung zeigen nämlich, dass örtlich beschränkte Läsionen der Hirnlappen ohne wahrnehmbare Veränderungen der Functionen vorkommen können. Nur dann, wenn die Abtragung in weitem Umfange erfolgt, erscheinen die Thiere schwerfälliger, stumpfsinniger: aber auch diese Veränderung schwindet mit der Zeit, bei den niederen Wirbelthieren sehr rasch, bei den höheren allmählich, und bis hinauf zu den Carnivoren kann sie, so lange nur ein kleiner Rest des Großhirns geblieben ist, scheinbar einer vollständigen Restitution der Functionen Platz machen. Eine Taube, der man beträchtliche Theile der Großhirnlappen entfernt hat, ist nach Tagen oder Wochen nicht mehr von einem normalen Thier zu unterscheiden. Bei Kaninchen und noch mehr bei Hunden ist der Stumpfsinn, die allgemeine Trägheit der Bewegungen deutlicher als bei

[1] Vgl. z. B. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 78 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 635 ff.

Vögeln. Selbst beim Menschen sieht man zwar örtlich beschränkte Texturveränderungen, wenn sie allmählich entstanden, zuweilen symptomlos verlaufen; ausgebreitetere Verletzungen sind aber freilich hier stets von bleibenden Störungen der willkürlichen Bewegung, der Sinne oder der psychischen Functionen begleitet[1].

Von besonderem Interesse sind diese Ausfallserscheinungen und ihre Compensationen dann, wenn sie an die Beseitigung bestimmter größerer Hirntheile geknüpft sind. Selbst bei großen Substanzverlusten kann auch hier eine sehr vollständige Restitution der Functionen eintreten. So unterschieden sich Hunde, denen GOLTZ die eine Großhirnhälfte völlig entfernt hatte, mehrere Monate nach der Operation in ihrem Verhalten kaum von normalen Thieren[2]. Nur die Hautempfindlichkeit war auf der der Operation entgegengesetzten Seite vermindert, und wenn das Thier zwischen den Bewegungen seiner Extremitäten frei wählen konnte, vermied es meist den Gebrauch der Muskeln der gekreuzten Seite. Auch waren die Gesichts- und Gehörswahrnehmungen unsicher geworden, wenngleich keineswegs ganz aufgehoben[3]. Versuche mit ähnlichem Erfolg führte GOLTZ später an einem Affen (Rhesus) aus, dem die eine Hemisphäre zum größten Theile entfernt worden war[4]. Empfindlichere Störungen, bei denen zugleich die Symptome bestimmte Richtungen erkennen lassen, treten ein, wenn bei Thieren beiderseits ein größerer Theil des Großhirns entfernt wird. So zeigten Hunde, deren beide Stirnlappen abgetragen waren, vor allem Störungen der Bewegung. Diese wurde plump und ungeschickt, ohne dass übrigens die Bewegungsfähigkeit aufgehoben war. Die Sinnesempfindungen zeigten sich unverändert. Dagegen traten nach der Exstirpation der beiden Hinterhauptslappen Sehstörungen hervor, die jedoch nicht sowohl in einer Aufhebung der Lichtempfindlichkeit als vielmehr in einer beträchtlichen Herabsetzung der Wahrnehmungsfunctionen zu bestehen schienen (vgl. oben S. 194). In beiden Fällen, sowohl bei der Wegnahme der Stirn- wie der Hinterhauptslappen, schien zugleich die Intelligenz der Thiere etwas herabgesetzt, doch war sie nie ganz aufgehoben, und ebenso blieben Symptome von Affecten der Neigung oder Abneigung in der Regel erhalten, so dass sie sich in dieser Beziehung doch wesentlich von dem gänzlich des Großhirns beraubten Hunde unterschieden. (Vgl. oben S. 262, 269.) Zugleich war der Charakter der Affectstörungen eigenthümlich verschieden bei der Entfernung der

[1] LADAME, Hirngeschwülste, S. 186 f. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 435 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 376 ff.
[2] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv, Bd. 42, 1886, S. 484.
[3] LOEB, ebend. Bd. 34, 1884, S. 67.
[4] GOLTZ, ebend. Bd. 56, 1899, S. 411.

Stirn- und der Hinterhauptslappen: dort erschienen die Thiere reizbarer, was vielleicht mit gleichzeitigen hyperästhetischen Symptomen zusammenhing; hier wurden sie, wahrscheinlich in Folge der partiellen Anästhesie, apathisch, bissige Hunde wurden scheinbar gutmüthig, freilich aber auch theilnahmlos[1].

Auch die beim Menschen nach umfangreicheren Defecten beobachteten Störungen scheinen im wesentlichen den an operirten Thieren beobachteten ähnlich zu sein. Vor allem gilt dies von der vollständigen Zerstörung der einen Hirnhälfte. Hier verzeichnet die pathologische Litteratur mehrere Fälle, in denen eine solche in Folge äußerer Verletzungen oder krankhafter Veränderungen eingetreten war und das Leben noch längere Zeit erhalten blieb. Während nun dabei die dem Defect entgegengesetzten Körpertheile wegen der Kreuzung der Leitungsbahnen vollständig gelähmt blieben, ließen die intellectuellen Functionen angeblich keine merkliche Veränderung erkennen. Nur Unfähigkeit zu geistigen Anstrengungen und ungewöhnlich rasche geistige Ermüdbarkeit werden hervorgehoben[2]. Leider fehlen jedoch in diesen Fällen, die sämmtlich der älteren medicinischen Litteratur angehören, genauere Functionsprüfungen, so dass aus ihnen wohl nur im allgemeinen auf eine ähnliche unvollständige Compensation der Störungen geschlossen werden kann, wie sie in den entsprechenden Thierversuchen beobachtet wurde. Ebenso scheinen auch die nach dem Wegfall der vorderen oder der hinteren Hirntheile eintretenden Ausfallssymptome sowohl in Bezug auf die Störung der Bewegungs- und Empfindungsfähigkeit, wie in psychischer Beziehung ähnliche Unterschiede zu zeigen, wie sie die Thierversuche ergeben. Doch ist in Anbetracht der in diesem Fall viel complexeren Natur der Störungen die psychologische Analyse der letzteren in der Regel zu mangelhaft, um zureichende Schlüsse zu gestatten. Um so deutlicher heben sich hier gewisse Territorien der Großhirnrinde durch ihre Beziehung zu bestimmten zusammengesetzten psychophysischen Leistungen hervor, auf die, weil sie bis jetzt die einzigen Beispiele bieten, in denen eine eingehendere Functionsanalyse möglich ist, unten näher eingegangen werden soll[3].

Alle diese Beobachtungen, die sich auf die Folgen mehr oder minder ausgedehnter Großhirnläsionen beziehen, sind, wie man sieht, nur von verhältnissmäßig geringer Bedeutung sowohl für die Beurtheilung der Leistungen der Großhirnhemisphären wie für die der einzelnen Theile derselben. Ihr Hauptinteresse besteht eigentlich darin, dass sie auf

---

[1] GOLTZ, ebend. Bd. 34, 1884, S. 450. Bd. 42, 1888, S. 439.

[2] LONGET, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von HEIN, Bd. 1, S. 539 ff.

[3] Vgl. die Erörterungen über das Seh-, Sprach- und Apperceptionscentrum unten Nr. 7.

sehr vollkommene Einrichtungen der Compensation der Störungen hinweisen. Wie bei den niedereren Wirbelthieren und selbst noch bei vielen Säugethieren sogar nach Wegfall des ganzen Vorderhirns eine solche Compensation dadurch möglich ist, dass Zwischen- und Mittelhirn in gesteigerter und verselbständigter Function für dasselbe eintreten, so sind offenbar diese Stellvertretungen innerhalb der Großhirnhemisphären selbst noch viel vollkommener, und sie können unter günstigen Umständen sogar beim Menschen ansehnliche Defecte mehr oder minder vollständig ausgleichen. Hieraus ergibt sich dann freilich zugleich, dass die definitiven Ausfallserscheinungen nach partiellen Läsionen der Großhirnhemisphären nur in sehr bedingter Weise verwerthbar sind, und dass man daher für die Untersuchung der einzelnen Functionsgebiete des Großhirns vielmehr auf die vorübergehenden Störungen nach Läsionen der Hirnrinde, als auf die dauernd zurückbleibenden angewiesen ist, wie sich speciell bei der Analyse der Seh- und Sprachfunctionen noch näher zeigen wird.

b. Ausfallserscheinungen nach totalem Verlust der Großhirnhemisphären.

Sind die nach dem Wegfall einzelner Hirntheile zurückbleibenden Ausfallserscheinungen wegen der unberechenbaren Einflüsse der Compensation von zweifelhafter Bedeutung, so besitzen nun ihnen gegenüber die dem totalen Verlust des Vorderhirns folgenden Symptome immerhin bei allen den Thieren, bei denen nicht auch dieser Defect durch die stellvertretende Function des Mittel- und Zwischenhirns gedeckt werden kann, den Werth definitiver Ergebnisse. Freilich aber lassen die bleibenden Ausfallssymptome, die in diesen Fällen zur Beobachtung kommen, wiederum wegen der höchst zusammengesetzten Natur des Eingriffs nur sehr allgemeine und darum unbestimmte Schlüsse zu. Dies gilt um so mehr, als die nach der Entfernung des Vorderhirns zurückbleibenden psychophysischen Leistungen nicht bloß deshalb die Beurtheilung erschweren können, weil es ungewiss bleibt, inwieweit sie selbst erst einer Compensation der Functionen ihren Ursprung verdanken, sondern zum Theil auch deshalb, weil die Unterscheidung zwischen complicirteren Reflexen, die ohne jede Begleitung bewusster Empfindungen zu stande kommen, und solchen Reactionen, die aus Anlass von Empfindungen und Sinneswahrnehmungen erfolgen, sehr schwierig, ja in vielen Fällen wohl unmöglich ist. Somit ist man hier stets auf das negative Ergebniss angewiesen, dass diejenigen Functionen aller Wahrscheinlichkeit nach ausschließlich an das Vorderhirn gebunden sind, die nach dessen Beseitigung dauernd hinwegfallen, während die Bedeutung der vorübergehend gestörten

und sich wiederherstellenden Leistungen wegen der Unmöglichkeit, den Umfang der Compensationen zu bemessen, zweifelhaft bleibt. Nun sahen wir, dass Vögel, Kaninchen und selbst Hunde im großhirnlosen Zustand nicht bloß zweckmäßig auf Tast- und Gesichtsreize reagiren, sondern auch ihre Bewegungen ebenso wie normale Thiere den äußeren Eindrücken anpassen. Sie weichen Hindernissen aus, sie vermögen durch Balanciren das Körpergleichgewicht herzustellen u. dergl.; ja sie vollziehen anscheinend spontan Bewegungen, indem sie hin- und herlaufen, vorgehaltene Nahrung ergreifen und verschlingen, und sie reagiren auf starke Empfindungsreize durch Schmerzäußerungen. Demgemäß erscheinen sie im vollen Besitz der Sinnes- und der Bewegungsfunctionen. Dagegen fehlen alle intellectuellen Aeußerungen sowie der Ausdruck der Freude und anderer zusammengesetzter Affecte. Auch sind die spontanen Bewegungen einförmiger und beschränkter als die eines unversehrten Thieres (vgl. oben S. 263). Somit führen diese endgültigen Ausfallserscheinungen zu dem allgemeinen und freilich zugleich unbestimmten Resultat, dass die Intelligenz, die höheren Gemüthsbewegungen und die zusammengesetzten Willenshandlungen an die Großhirnhemisphären gebunden sind. Unbestimmt ist dieses Resultat aber deshalb, weil erstens die psychologischen Begriffe, die in jene Functionsbestimmung eingehen, einer genaueren psychologischen Definition bedürfen, ehe sich ein exacter Begriff mit ihnen verbinden lässt, und weil zweitens auch ohne eine solche Definition ersichtlich ist, dass eine absolute Grenzbestimmung der Intelligenz sowie der zusammengesetzten Gemüthsbewegungen und Willensvorgänge gegenüber den niedereren Vorgängen gleicher Art, die möglicher Weise auch nach dem Wegfall des Vorderhirns noch fortbestehen können, schwer ausführbar ist. Jedenfalls muss aber auch sie, sofern sie ausführbar sein sollte, der eingehenden psychologischen Analyse dieser Vorgänge überlassen bleiben[1].

c. Vergleichend anatomische und anthropologische Resultate.

Das allgemeine Resultat der Ausfallserscheinungen, dass die physiologischen Functionen der Großhirnhemisphären zu den intellectuellen Leistungen sowie zu den zusammengesetzten Gemüthsbewegungen und Willensvorgängen in nächster Beziehung stehen, wird im allgemeinen unterstützt durch die Thatsachen der vergleichenden Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Anthropologie. Die vergleichende Anatomie zeigt, dass die Masse der Großhirnlappen und namentlich ihre Oberflächenentfaltung durch Furchen und Windungen mit der steigenden

[1] Vgl. unten Abschnitt IV und V.

Intelligenz der Thiere zunimmt. Dieser Satz wird aber allerdings durch die Bedingung eingeschränkt, dass beide Momente, Masse und Faltung der Oberfläche, in erster Linie von der Körpergröße abhängen. Bei den größten Thieren sind die Hemisphären absolut, bei den kleinsten relativ, d. h. im Verhältniss zum Körpergewicht, größer, und die Faltungen nehmen, wie aus der relativen Abnahme der Oberfläche bei wachsendem Volum eines Organs verständlich ist, mit der Gehirngröße zu: alle sehr großen Thiere haben daher stark gefurchte Hirnlappen[1]. Außerdem ist die Organisation von wesentlichem Einflusse. Unter den auf dem Lande lebenden Säugethieren besitzen die Insectivoren das windungsärmste, die

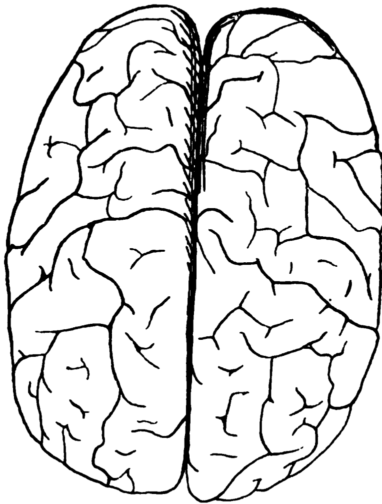


Fig. 100. Normales männliches Gehirn mit mäßiger Furchenbildung.

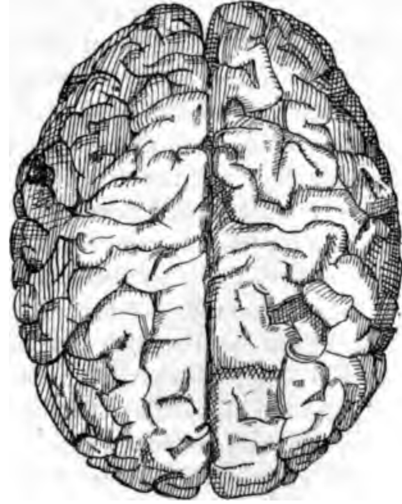


Fig. 101. Gehirn des Mathematikers C. Fr. Gauss.

Herbivoren das windungsreichste Gehirn, in der Mitte stehen die Carnivoren; die meerbewohnenden Säugethiere sind, obgleich Fleischfresser, den Herbivoren überlegen. So kommt es, dass der oben aufgestellte Satz überhaupt nur in doppelter Beziehung Gültigkeit beanspruchen kann: erstens bei der weitesten Vergleichung der Gehirnentwicklung im Wirbelthierreich, und zweitens bei der engsten Vergleichung von Thieren verwandter Organisation und ähnlicher Körpergröße. Im letzteren Fall ist eigentlich allein das Resultat ein schlagendes. Vergleicht man z. B. die Gehirne verschiedener Hunderassen oder der menschenähnlichen Affen

[1] LEURET et GRATIOLET, Anatomie comparée du système nerveux, tom. 2, p. 290. OWEN, Anatomy of Vertebrates, Vol. 3.

und des Menschen, so kann kein Zweifel sein, dass die intelligenteren Rassen oder Arten größere und windungsreichere Hemisphären besitzen. Weitaus am bedeutendsten ist dieser Unterschied zwischen dem Menschen und den übrigen Primaten. Lässt sich das Gewicht des männlichen Gehirns germanischer Rasse für das Lebensalter zwischen 30 und 40 Jahren im Mittel auf 1424, das des weiblichen auf 1273 feststellen, so betrug z. B. das Hirngewicht eines erwachsenen Orangutang nur 79,7 grm. Noch größer zeigt sich der Abstand der durch den Windungsreichthum bedingten Oberflächenentwicklung. Diese fand H. WAGNER beim Menschen = 2196 bis 1877, bei einem Orang = 533,5 □cm Oberfläche[1]. Auch bei den tiefer stehenden Menschenrassen hat man das Gehirn in der Regel kleiner und windungsärmer gefunden[2]. Nicht minder lehren zahlreiche Beobachtungen, dass innerhalb der gleichen Rasse und Nationalität Individuen von hervorragender Begabung große und windungsreiche Hemisphären besitzen[3]. Die Figuren 100 und 101 zeigen dies an zwei besonders auffallenden Beispielen. Fig. 100 ist, von oben gesehen, das Gehirn eines einfachen Handarbeiters von mäßigen, aber nicht unternormalen geistigen Fähigkeiten; Fig. 101 gibt die entsprechende Ansicht vom Gehirn des berühmten Mathematikers C. Fr. Gauss[4].

d. Die Localisationshypothesen und ihre Gegner. Alte und neue Phrenologie.

Diese augenfälligen Unterschiede der Oberflächengestaltung der Großhirnhemisphären legen begreiflicher Weise die Vermuthung nahe, dass dem in ihnen hervortretenden allgemeinen Zusammenhang zwischen Gehirnentwicklung und geistiger Befähigung specifische Beziehungen der relativen Ausbildung einzelner Theile der Hirnoberfläche zu bestimmten Richtungen der geistigen Anlage parallel gehen. Von dieser an sich wohlberechtigten Annahme ist die von FRANZ JOSEPH GALL

[1] HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele, S. 60. H. WAGNER, Maßbestimmungen der Oberfläche des großen Gehirns, 1864, S. 33.

[2] TIEDEMANN, Das Hirn des Negers mit dem des Europäers und Orang-Utangs verglichen, 1837. BROCA, Mémoires d'anthropologie, 1871, p. 191.

[3] GALL et SPURZHEIM, Anatomie et physiol. du système nerveux, Tom. 2, p. 251.

[4] R. WAGNER, von dem diese Abbildungen sowie die einiger anderer Gehirne hervorragender Männer (Dirichlet, C. Fr. Hermann u. a.) herrühren, trug selbst Bedenken, diesen Schluss zu ziehen (Göttinger gel. Anz. 1860, S. 65. Vorstudien zu einer wissenschaftl. Morphologie und Physiologie des Gehirns, 1860, S. 33). C. VOGT (Vorlesungen über den Menschen, Bd. 1, S. 98) bemerkt jedoch mit Recht, dass WAGNERS eigene Zahlen unzweifelhaft jenes Resultat ergeben, wenn man aus denselben diejenigen Beispiele herausgreift, welche wirklich Individuen von unzweifelhaft hervorragender Begabung betreffen. (Vgl. a. BROCA, Mémoires d'anthropologie, p. 155.) Uebrigens versteht es sich von selbst, dass auch hier die sonstigen Factoren, wie Rasse, Körpergröße, Alter, Geschlecht, in Rücksicht gezogen werden müssen. Ein normales Hottentottengehirn würde, wie schon GRATIOLET bemerkt, im Schädel eines Europäers Idiotismus bedeuten.

begründete »Phrenologie« ausgegangen. Freilich aber waren die physiologischen und psychologischen Voraussetzungen, die GALL der Durchführung dieses Gedankens zu Grunde legte, von ebenso unzulänglicher Beschaffenheit, wie die Beobachtungen selbst und die auf sie gegründeten Schlüsse der Exactheit und Vorsicht ermangelten. Indem GALL die geistigen Functionen als Verrichtungen einer Anzahl innerer Sinne ansah, wies er jedem der letzteren nach Analogie der äußeren Sinne sein besonderes Organ an. Dabei verlegte er diese Organe übrigens fast sämmtlich an die Oberfläche des Gehirns und setzte dabei einen Parallelismus der Schädel- und Hirnform voraus, der nachweislich mindestens in dieser Ausdehnung nicht zutrifft. So unterschied GALL 27 solcher »innerer Sinne«, bei deren Bezeichnung er nach Bedürfniss die Ausdrücke Sinn, Instinct, Talent und sogar Gedächtniss gebrauchte: z. B. Ortssinn, Sprachsinn, Farbensinn, Instinct der Fortpflanzung, der Selbstvertheidigung, poetisches Talent, esprit caustique, métaphysique, Sachgedächtniss, Wortgedächtniss, Thatsachensinn, Vergleichungssinn u. s. w. Es wäre zwecklos, die Angaben der Phrenologen über diese Localisationen zu wiederholen. Doch mag erwähnt werden, dass GALL, was immerhin für seine Beobachtungsgabe spricht, in einem Fall einen glücklichen Griff that, indem er seinen »Sprachsinn« ungefähr in die nämliche Region der Großhirnrinde verlegte, deren Läsionen, wie wir unten sehen werden, gegenwärtig als die häufigsten Ursachen des Symptomenbildes der »Aphasie« nachgewiesen sind. In der That ist die Auffindung dieses Sitzes der Aphasie direct auf die Anregung GALLs zurückzuführen, wie dies BOUILLAUD, der Entdecker desselben, ausdrücklich bezeugt hat[1]. Dennoch darf man nicht übersehen, dass selbst in diesem Fall, wo der Erfolg eine Behauptung GALLs in gewissem Maße bestätigte, zwischen dem was wirklich gefunden wurde, dem anatomischen Sitz der centralen Sprachstörungen, und dem GALL'schen Organ des »Sprachsinns« immerhin ein wesentlicher Unterschied besteht, da diese beiden Begriffe in Wahrheit doch nur dann zusammenfallen, wenn man jenen Sprachstörungen von vornherein schon eine phrenologische Deutung gibt, die der wirklichen Analyse der Erscheinungen gegenüber nicht Stand hält. (Vgl. unten Nr. 7, b.)

Als zuerst die Physiologie dieser phrenologischen Localisationslehre entgegentrat, war sie nun freilich ihrerseits allzu sehr geneigt, theils den unbestimmten oder mehrdeutigen Ergebnissen der Hirnexstirpationen bei Thieren ein unverhältnissmäßiges Gewicht beizulegen, theils aber auch sich von unzulässigen Analogien oder von psychologischen Gesichts-

---

[1] BOUILLAUD, Recherches cliniques propres a démontrer que la perte de la parole corresponde à la lésion des lobules antérieures du cerveau et à confirmer l'opinion de M. GALL etc. Arch. gén. de méd. T. 8, 1825.

punkten leiten zu lassen, die im Grunde nicht weniger bestreitbar waren wie die »inneren Sinne« der Phrenologen. So wies namentlich FLOURENS, dessen Anschauungen für längere Zeit in der Physiologie die Herrschaft gewannen, vor allem auf die Einheit und Untheilbarkeit der Functionen hin, um daran die Folgerung zu knüpfen, dass auch das Organ derselben ein untheilbares sein müsse. Daneben war für ihn die Analogie mit andern einheitlich functionirenden Organen von bestimmendem Einfluss. Dem Kleinhirn, verlängerten Mark, Rückenmark gestand er eine selbständige, für jedes dieser Centralorgane specifische Function zu. Nicht minder sollte dann die Masse der Großhirnhemisphären physiologisch ebenso gleichwerthig sein wie etwa die einer secernirenden Drüse, z. B. der Niere. In den Beobachtungen über die Folgen der partiellen und der totalen Entfernung des Vorderhirns bei Thieren, die wir oben kennen lernten, sah er eine Bestätigung dieser Auffassung, da dieselben im allgemeinen zeigten, dass die theilweise Wegnahme der Hirnlappen nur die geistigen Leistungen im ganzen schwächte, nicht, wie nach der Annahme einer Localisation der Functionen erwartet werden konnte, einzelne Verrichtungen beseitigte und andere unversehrt ließ, wogegen nach der völligen Exstirpation des Großhirns alle spontanen psychischen Lebensäußerungen, also, wie es FLOURENS ausdrückte, »Intelligenz und Wille« vollständig verschwanden[1].

Nachdem die Lehre von der specifisch psychischen Function des Vorderhirns und von der Untheilbarkeit dieser Function aus Anlass der pathologischen Beobachtungen über die Folgen der Herderkrankungen beim Menschen, sowie gegenüber den neugewonnenen Aufschlüssen über die Structur des Gehirns und über den Verlauf der Leitungsbahnen unhaltbar geworden war, wurde sie von den neueren Localisationstheorien abgelöst, die nun in einem gewissen Grad eine Wiederannäherung an die phrenologische Lehre versuchen. Doch bekunden sie dabei in doppelter Beziehung einen Fortschritt gegenüber diesen: erstens physiologisch, insofern sie an die Stelle der »Seelenorgane« GALLS den Begriff der einzelnen »Centren« setzen, die im wesentlichen bestimmten, deutlich zu sondernden peripheren Functionsgebieten, wie den einzelnen Muskelregionen, den Sinnesorganen, zugeordnet sein sollen, — offenbar eine Rückwirkung der durch die Anatomie der Leitungsbahnen gewonnenen Anschauungen; und zweitens in psychologischer Hinsicht, insofern solche monströse Begriffe wie Thatsachensinn, Ehrfurcht, Kindesliebe oder auch Sprachsinn, mathematisches Talent und dergl. aus der Tafel der Localisationen verschwanden, um an ihrer Stelle

[1] FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux[2], 1842.

die beiden Begriffe zurückzubehalten, in denen man die Grundformen des psychischen Geschehens erblicken zu dürfen glaubte: die Empfindungen und die Vorstellungen, wobei man unter »Empfindungen« alle direct durch äußere Sinnesreize erregten Bewusstseinsreactionen verstand, unter dem Namen »Vorstellungen« aber, der in der älteren Psychologie üblichen Terminologie gemäß, alle sogenannten »Erinnerungsbilder« zusammenfasste. Auf der Grundlage dieser allgemeinen Voraussetzungen hat sich nun die Localisationslehre oder, wie man sie wegen ihrer nahen Beziehungen zu den älteren phrenologischen Lehren wohl auch nennen kann, die »neuere Phrenologie« in einer doppelten Form ausgebildet. Beide gehen von der Annahme aus, dass auf der Rinde des Großhirns eine Anzahl von Sinnescentren vertheilt sei, in denen die durch die sensorischen Leitungsbahnen zugeführten Erregungen die specifischen Empfindungen auslösen sollen. Auch die centromotorischen Regionen werden diesen Sinnescentren zugerechnet, da man annimmt, das Wesen einer Willensbewegung sei dahin zu definiren, dass irgend ein in tieferen Centren oder in der Hirnrinde selbst entstehender Reflex mit einer die Bewegung begleitenden Tast- und Bewegungsempfindung verbunden sei. Von dieser gemeinsamen Basis aus trennen sich nun aber die Anschauungen. Die eine Form der Localisationstheorie setzt voraus, die Empfindungs- und die Vorstellungscentren seien anatomisch eng verbunden, so dass jedes Sinnescentrum beide zugleich umfasse und demnach die ganze Hirnoberfläche wesentlich nur aus an einander grenzenden Sinnescentren bestehe. Innerhalb eines jeden solchen Centrums soll dann die Scheidung der Empfindungs- und der Vorstellungsfunctionen lediglich an bestimmte, übrigens nur functionell, nicht morphologisch zu unterscheidende Elemente gebunden sein. Demzufolge nimmt man zwei Arten von Rindenzellen an: Empfindungszellen und Vorstellungszellen. Den ersteren sollen die peripheren Erregungen direct zugeleitet werden; in die letzteren sollen Erregungen aus den Empfindungszellen abfließen, und sie sollen dadurch zur Wiedererneuerung dieser Erregungen befähigt werden, ein Vorgang, den man der Kürze halber auch als ein »Deponiren« der Vorstellungen in diesen specifischen Erinnerungszellen bezeichnet. Diese Form der Localisationstheorie, die wir die der »reinen Sinnescentrentheorie« nennen können, ist zuerst von MEYNERT auf Grund der morphologischen Thatsachen ausgebildet und dann von H. MUNK der Deutung der Thierversuche zu Grunde gelegt worden. Sie ist noch gegenwärtig in der Physiologie wie Pathologie weit verbreitet. Die zweite Form der Localisationstheorie unterscheidet sich von dieser wesentlich dadurch, dass sie annimmt, diejenigen Centralgebiete, die der Verknüpfung der Empfindungen und demnach wohl auch der Aufbewahrung der Vorstellungen sowie überhaupt den

zusammengesetzteren psychischen Functionen dienten, seien auch räumlich von den Sinnescentren geschieden, mit diesen aber durch mannigfache Systeme von Associationsfasern in Verbindung gesetzt. Man bezeichnet daher diese der Verknüpfung der verschiedenen Sinnesgebiete bestimmten Centren als »Associationscentren«; wir können demnach diese zweite Form der Localisationstheorie kurz als die »Associationscentrentheorie« bezeichnen. Nach ihr besteht die wesentliche Leistung des Großhirns in der Function der Associationscentren, während die Sinnescentren im wesentlichen nur die Sinneseindrücke in der Ordnung, in der sie in den peripheren Organen einwirken, durch ihre Projection auf bestimmte Gehirnflächen zum Bewusstsein erheben sollen. Den Ausdruck »Associationscentrum« gebraucht man aber dabei sowohl im physiologischen wie im psychologischen Sinne: physiologisch sind es die »Associationsfasern«, welche diese Centren als solche charakterisiren, die nur indirect, nämlich eben durch die Sinnescentren, denen sie zugeordnet sind, mit der Peripherie des Körpers in Verbindung stehen; psychologisch aber werden sie als die Grundlagen der Associationsprocesse angesehen, auf denen, wie man mit der Associationspsychologie annimmt, alle höheren psychischen Functionen beruhen. Ohne Zweifel ist diese zweite Form der Localisationslehre der ersten darin überlegen, dass sie den Annahmen über die Entstehung der zusammengesetzteren psychischen Vorgänge einen etwas freieren Spielraum lässt, indem sie die schablonenhafte Gegenüberstellung von Empfindungszellen und Vorstellungszellen, die natürlich auf eine entsprechende unzulängliche Eintheilung der psychischen Vorgänge selbst hinausführt, durch die einen etwas weiteren Spielraum gestattende Gegenüberstellung von directen Sinneserregungen und von Associationen ersetzt. Dafür wird aber freilich hier der Begriff der Association und des Associationscentrums ein sehr unbestimmter. Da er sich im Grunde auf die Voraussetzung beschränkt, dass Rindengebiete, die ausschließlich mit den Associationsfasersystemen in Verbindung stehen, zu den zusammengesetzteren psychischen Leistungen befähigt seien, so ist vom functionellen Standpunkte aus der Ausdruck »psychische Centren« eigentlich der correctere. In ihm ist aber auch deutlich ausgedrückt, dass diese zweite Form der Localisationslehre der älteren Phrenologie wieder bedenklich nahe kommt, und dass, wenn sie nicht ganz in die Bahnen derselben eingelenkt ist, dies wohl hauptsächlich in der anerkennenswerthen Vorsicht seinen Grund hat, mit der sich die Associationscentrentheorie bis jetzt gehütet hat, ihre verschiedenen Rindenfelder bestimmten complexen psychischen Leistungen oder Anlagen zuzuordnen.

Wie dereinst die Phrenologie GALLS, so sind nun auch diese neueren Localisationshypothesen vom Standpunkt der physiologischen

Beobachtung aus nicht ohne Widerspruch geblieben. Vor allem hat hier GOLTZ mit seinen Schülern auf Grund der nach partiellen Exstirpationen beobachteten Defecte die strenge Localisation der psychischen Functionen bekämpft, indem er, gegenüber der Annahme scharf abgegrenzter Sinnescentren, die complexe Natur der nach partiellen Läsionen auftretenden Störungen sowie die allgemeine Herabsetzung der intellectuellen Functionen nach theilweiser Entfernung der Großhirnlappen hervorhob. Er kehrte so zu einer Anschauung zurück, die sich der Lehre FLOURENS' wiederum näherte, insofern er die Nothwendigkeit des Zusammenwirkens der verschiedenen Hirngebiete bei den psychischen Functionen betonte, während er dagegen die bei dem heutigen Stand der anatomischen wie der physiologischen Beobachtungen unhaltbar gewordene Annahme einer Gleichwerthigkeit der verschiedenen Hirntheile fallen ließ.

Eine Beurtheilung dieser verschiedenen, in der Lehre von den Großhirnfunctionen einander gegenüberstehenden Theorien muss nun natürlich suchen, jedem der Erfahrungsgebiete, die hier betheiligt sind, Rechnung zu tragen: der Anatomie und Pathologie nicht weniger wie der Physiologie und der Psychologie; und das um so mehr, als die Gegensätze der älteren und neueren Localisationslehren und ihrer Gegner offenbar nicht zu einem geringen Theil dadurch veranlasst sind, dass man vielfach einseitig entweder bloß die anatomischen Gesichtspunkte oder aber auch bloß die Thierversuche beachtete, im übrigen aber in beiden Fällen das Psychologische als ein herrenloses Gebiet behandelte, mit dem jeder nach seinem Belieben verfahren dürfe. Stellen wir darum hier zunächst die psychologischen Gesichtspunkte in den Vordergrund, ohne die übrigen natürlich vernachlässigen zu wollen, so erweist sich die Sinnescentrentheorie in den beiden Bestandtheilen, aus denen sie sich zusammensetzt, als unhaltbar: erstens sind die »Sinnescentren« nach den Ergebnissen der psychophysischen Analyse der Wahrnehmungsfunctionen wie der pathologischen Beobachtung beim Menschen keine bloßen Wiederholungen der peripheren Sinnesflächen, sondern sie sind im eigentlichsten Sinne des Wortes »Centren«, das heißt Gebiete, in denen die verschiedenen peripheren Functionen, die sich an den Sinnesleistungen betheiligen, centralisirt sind, in den Sehcentren z. B. die Functionen der Lichtempfindung, der Bewegungsenergie und -synergie der Sehorgane sowie der Beziehungen zu den schon in niedrigeren Centren sich abspielenden Sehreflexen, u. s. w. Die Sinnescentren würden keine Centren, sondern überflüssige Verdoppelungen der peripheren Organe sein, wenn sie keine andere Bedeutung besäßen als die, dass sie die peripher ausgelösten Erregungen wiederholten. Die Auffassung der Sinnescentrentheorie ist hier theils aus einer einseitigen und unvollständigen Berücksichtigung

der Anatomie der Leitungsbahnen, theils aus einer unzulänglichen Deutung der an sich gerade hier überaus vieldeutigen Thierversuche hervorgegangen. Zweitens setzt diese Theorie, indem sie den »Empfindungszellen« die »Vorstellungszellen« gegenüberstellt, in welche aus jenen die Erregungen abfließen und in deponirte Erinnerungsbilder übergehen sollen, eine gänzlich unzulässige psychologische Unterscheidung in eine noch unzulässigere physiologische Hypothese um. Die Annahme, dass Empfindungen und Vorstellungen oder Erinnerungsbilder absolut verschiedene Bewusstseinsinhalte seien, stammt aus jener spiritualistischen Psychologie her, die, gegenüber den aus physischen Reizen hervorgegangenen Empfindungen, die »Vorstellungen«, als ein rein psychisches Geschehen, der Seele selbst vorbehielt. Diese spiritualistische Begriffsunterscheidung ist natürlich ein reines Product metaphysischer Speculation, das heute nur noch in einer den thatsächlichen psychischen Erlebnissen völlig abgewandten Reflexionspsychologie ihr Dasein fristet. Kein wirklicher psychologischer Beobachter wird ja heute mehr behaupten wollen, dass es empfindungslose Vorstellungen gebe, und dass die Empfindungen, die in unsere Vorstellungen eingehen, anders als allenfalls durch ihre Intensität, Dauer und fragmentarische Beschaffenheit von den durch äußere Sinnesreize erweckten Empfindungen verschieden seien[1]. Diese der spiritualistischen Psychologie entnommene und dann in ein materialistisches Gewand gekleidete Unterscheidung steht in Wahrheit psychologisch auf gleicher Höhe mit der anatomischen Weisheit eines Philosophen, der heute noch den Sitz der Seele in die Zirbeldrüse verlegen wollte. Dem gegenüber hat sich nun die Associationscentrentheorie zweifellos insofern ein Verdienst erworben, als sie diese unnatürliche Allianz mit den Begriffen der metaphysischen Psychologie gelöst und statt dessen eine Beziehung zu der unseren heutigen Anschauungen näher stehenden Associationspsychologie gesucht hat. Aber theils bleibt auch sie bei der unzulässigen Auffassung stehen, dass die »Sinnescentren« centrale Wiederholungen der peripheren Sinnesflächen seien, welche letztere nur darum auf die Hirnrinde projicirt werden müssten, um dem in dieser residirenden Bewusstsein zugänglich zu werden; theils spielt bei ihr die Vermengung des rein anatomischen Begriffs der »Associationsfasern«, die verschiedene Gebiete der Hirnrinde mit einander verbinden, und des psychologischen Begriffs der Association eine höchst bedenkliche Rolle. Anzunehmen, dass die Associationsfasern gewissermaßen die Vehikel zur Erzeugung der Vorstellungsassociationen seien, ist schon deshalb unerlaubt, weil sich die

[1] Vgl. unten Cap. VII.

meisten und die wichtigsten Associationen zwischen den Empfindungselementen eines und desselben Sinnesgebiets abspielen. Jene zwischen verschiedenen Sinnescentren verlaufenden Bahnen könnte man also höchstens als muthmaßliche Substrate der sogenannten »Complicationen«, der Associationen zwischen disparaten Vorstellungselementen, in Anspruch nehmen. Wenn aber in diesem beschränkten Sinne genommen der Begriff der Associationsfasern noch eine verhältnissmäßig klare Bedeutung haben würde, so lässt sich eine solche dem eines »Associationscentrums« kaum abgewinnen. Soll man etwa annehmen, dass zum Zustandekommen von Complicationen nicht schon die Associationsfasern zwischen den verschiedenen Sinnescentren genügten, sondern dass dazu die selbständige Function eines bloß Associationsfasern empfangenden Organs erforderlich sei? Schwerlich ist diese nächstliegende Bedeutung, die dem Wort gegeben werden könnte, diejenige, die man wirklich den »Associationscentren« beilegt. Vielmehr scheint hier eine ähnliche Reminiscenz an die Associationspsychologie mitzuspielen, wie bei der Unterscheidung der Empfindungen und Vorstellungen innerhalb der Sinnescentrentheorie eine solche an die alte spiritualistische Seelentheorie wirksam war. Die Associationspsychologie sucht ja bekanntlich Begriffe, Urtheile, zusammengesetzte intellectuelle Vorgänge und Gemüthsbewegungen samt und sonders aus Associationen abzuleiten. So waltet denn auch sichtlich bei der Associationscentrentheorie im Grunde die Vorstellung ob, dass in diesen Centren die verschiedenen complexen psychischen Producte erzeugt würden, natürlich jeweils unter nächster Antheilnahme derjenigen Sinnescentren, mit denen sie durch Associationsfasern verknüpft seien. Damit rechtfertigt sich zugleich der Ausdruck »psychische Centren«. In je größerer Anzahl aber solche Centren unterschieden werden, um so näher liegt dann die Berührung derselben mit den »inneren Sinnen« der älteren Phrenologie, da naturgemäß die psychischen Functionen, die man ihnen zuschreibt, um so specieller und also um so complicirter werden müssen, je zahlreicher sie sind.

Dieser Zersplitterung der psychischen Functionen gegenüber hat nun die antilocalistische Richtung der neueren Experimentalphysiologie sicherlich mit Recht auf die allseitigen Beziehungen derselben hingewiesen und daraus die Unmöglichkeit abgeleitet, sowohl von Sinnescentren im Sinne einer scharf abgegrenzten Wiederholung der peripheren Sinnesflächen wie von psychischen Centren im Sinne von abgegrenzten Sitzen einzelner seelischer Thätigkeiten zu sprechen. Indem man dabei mehr und mehr die anfangs noch festgehaltene, der ehemaligen FLOURENS'schen Lehre entnommene Hypothese der Gleichartigkeit aller Theile des Vorderhirns

aufgab, ist in der That in jenem Princip der functionellen Wechselwirkung der wichtigste leitende Gesichtspunkt für die psychophysische Analyse der Großhirnfunctionen gewonnen worden. Freilich aber war das Experiment am Thier, von welchem auch diese neuere antiphrenologische Bewegung ausging, wegen der Unbestimmtheit und Vieldeutigkeit dieser Ausfallsversuche sowie wegen des wichtigen Einflusses der Stellvertretungen, der meist allzu wenig in Rechnung gebracht wurde, kaum geeignet, zu einer näheren Specialisirung jenes Princips zu führen. Vielmehr bedarf es dazu offenbar einer Analyse der einzelnen centralen Functionen an der Hand sorgfältig gesammelter und verglichener Beobachtungen bei pathologischen Defecten. Statt zu fragen: welche Folgen hat der Wegfall eines bestimmten Rindengebietes, und welche Functionen sind also diesem beizulegen, lautet demnach jetzt die Frage: welche centralen Veränderungen finden sich, wenn eine bestimmte Function, z. B. die Sprache, der Sehact u. s. w., gestört ist, und in welcher Weise gehen die functionellen den anatomischen Störungen parallel? Der große Fortschritt, den hier vornehmlich die neuere Pathologie gemacht hat, besteht unverkennbar darin, dass sie, durch die Natur ihrer Aufgaben genöthigt, von der ersten dieser Fragestellungen zur zweiten überging. Die Bedeutung dieses Fortschritts für die Erkenntniss der centralen Functionen liegt aber darin, dass bei der ersten Form der Fragestellung die Aufmerksamkeit von vornherein einseitig auf ein fest bestimmtes Centralgebiet gelenkt wird, während die zweite sofort auf den Zusammenhang mit andern Gebieten hinweist und überhaupt den Gesichtspunkt der Functionsanalyse, statt des früher bevorzugten der Zuordnung bestimmter Hirntheile zu bestimmten Functionen, in den Vordergrund stellt. Damit werden jedoch nicht bloß die Grenzen zwischen den einzelnen Theilen der Großhirnhemisphären, sondern einigermaßen sogar die zwischen dem Vorderhirn und den hinteren Hirntheilen, namentlich dem Zwischen- und Mittelhirn, aufgehoben, da sich die zusammengesetzten Functionen zumeist als solche herausstellen, an denen alle diese Hirngebiete in verschiedener Weise betheiligt sind, so dass die Verlegung einer complexen Function in ein begrenztes Gebiet der Großhirnrinde ungefähr denselben Sinn hat, als wenn man behaupten wollte, das Kniegelenk vollbringe die Gehbewegungen, weil diese Bewegungen bei einer Ankylose des Gelenks nicht mehr ordnungsmäßig zu stande kommen. So ergibt sich denn die Analyse der complexen Functionen selbst als eine weitere, die Physiologie der Großhirnhemisphären wesentlich ergänzende und zugleich überschreitende Aufgabe. Freilich ist aber diese Aufgabe bis jetzt nur unvollkommen zu lösen, und nur wenige Functionen lassen vorläufig überhaupt eine solche Analyse zu. Hier mögen als die hauptsächlichsten

Beispiele der centrale Sehact, die Sprachfunctionen und die Apperceptionsvorgänge hervorgehoben werden.

Das Problem der Localisation der psychischen Functionen beginnt mit den großen Anatomen des 16. Jahrhunderts. Unter ihnen verhilft namentlich VESAL der Anschauung zum Siege, dass das Gehirn der Sitz der geistigen Thätigkeiten sei. Doch behauptet sich neben ihr noch längere Zeit die alte Lehre des ARISTOTELES und GALEN, nach der das Herz das allgemeine Centrum der Empfindungen sein sollte. Als ein der Wechselwirkung zwischen Seele und Körper bestimmtes Organ betrachtete dann zuerst DESCARTES das Gehirn. Mit ihm beginnt daher die bei den Physiologen und Philosophen von da an eine große Rolle spielende Frage nach dem Sitz der Seele, in deren Beantwortung DESCARTES selbst den merkwürdigen Fehlgriff that, dass er aus speculativen Gründen zu diesem Sitz die Zirbel ausersah, ein Gebilde, das, wahrscheinlich ein Rudiment des einstigen Parietalauges der Wirbelthiere, selbst eigentlich gar nicht zum Gehirn gehört[1]. Mehr und mehr trat dann aber zugleich, namentlich in der Anatomie und Physiologie des 18. Jahrhunderts, das Bestreben hervor, über die Bedeutung der einzelnen Hirntheile Rechenschaft zu geben. Die Ansichten gingen hier im allgemeinen von der anatomischen Zergliederung aus, und sie wurden nebenbei von den gerade herrschenden psychologischen Vorstellungen beeinflusst. So wurden später namentlich die Seelenvermögen der WOLFF'schen Schule, Perception, Gedächtniss, Einbildungskraft u. s. w., willkürlich und von den verschiedenen Autoren natürlich in sehr verschiedener Weise localisirt[2]. Es ist hauptsächlich HALLERS Verdienst, einer naturgemäßeren Auffassung, die sich an die physiologische Beobachtung anschloss, die Bahn gebrochen zu haben, eine Reform, die mit seiner Irritabilitätslehre nahe zusammenhängt. Die wesentliche Bedeutung der letzteren bestand nämlich darin, dass sie die Fähigkeiten der Empfindung und Bewegung auf verschiedenartige Gewebe, jene auf die Nerven, diese auf die Muskeln und andere contractile Elemente zurückführte[3]. Als die Quelle dieser Fähigkeiten betrachtete nun HALLER das Gehirn. Mit der Seele und den psychischen Functionen stehe dieses nur insofern in Beziehung, als es das Sensorium commune oder der Ort sei, wo alle Sinnesthätigkeiten ausgeübt werden, und von dem alle Muskelbewegungen entspringen. Dieses Sensorium erstrecke sich über die ganze Markmasse des großen und kleinen Gehirns[4]. Darum sei es zwar zweifellos, dass jeder Nerv von einem bestimmten Centraltheil seine physiologischen Eigenschaften empfange, dass also, wie auch die pathologische Beobachtung bezeuge, das Sehen, Hören, Schmecken u. s. w. irgendwo im Gehirn seinen Sitz habe. Doch scheint es ihm nach den Ursprungsverhältnissen der Nerven, dass dieser Sitz nicht bestimmt begrenzt, sondern im allgemeinen über einen größeren Theil des Gehirns ausgedehnt sei[5]. Den Commissurenfasern schreibt HALLER die Bedeutung zu, dass sie

---

[1] DESCARTES, Les passions de l'âme. Part. I.
[2] Vgl. die Aufzählung bei HALLER, Elementa physiologiae. Vol. 4, 1762, p. 397.
[3] Siehe die historische Kritik der Irritabilitätslehre in meiner Lehre von der Muskelbewegung, 1858, S. 155.
[4] Elem. physiol. Vol. 4, p. 395.
[5] Ebend. p. 397.

die stellvertretende Function gesunder für kranke Theile vermitteln, und die Unerregbarkeit des Hirnmarks leitet er davon ab, dass die Nervenfasern in dem Maße ihre Empfindlichkeit verlieren, als sie im Hirnmark in zahlreiche Zweige sich spalten[1].

Der so gewonnene Standpunkt blieb der Physiologie unverloren. Aber die Bestrebungen nach einer physiologischen Localisirung der Geistesvermögen kehrten trotzdem fortwährend wieder, und wie früher gingen sie in der Regel von der Anatomie aus. Zu einem System von dauernderem Einfluss wurde diese Anschauung durch GALL erhoben, der sich übrigens um die Erforschung des Gehirnbaues manche Verdienste erworben hat[2]. Die durch GALL begründete Phrenologie[3] legte die Vorstellung zu Grunde, das Gehirn bestehe aus inneren Organen, die den äußeren Sinnesorganen analog seien. Wie diese die Auffassung der Außenwelt, so sollten jene gleichsam die Auffassung des inneren Menschen vermitteln. Die einzelnen im Gehirn localisirten Fähigkeiten wurden deshalb auch innere Sinne genannt. Die von GALL unterschiedenen 27 vermehrte sein Schüler SPURZHEIM auf 35[4]. Die gewöhnlich angenommenen Seelenvermögen, Verstand, Vernunft, Wille u. s. w., haben übrigens unter den phrenologischen Begriffen keine Stelle. Diese Grundkräfte der Seele sind nach GALLS Ansicht nicht localisirt, sondern sie sind gleichmäßig bei der Function aller Gehirnorgane, ja selbst der äußeren Sinneswerkzeuge wirksam. Jedes dieser Organe ist nach ihm eine »individuelle Intelligenz«[5]. Für die Analogie der »inneren Sinne« mit den äußeren Sinnesorganen entnimmt er das Hauptargument seinen anatomischen Untersuchungen. Wie jeder Sinnesnerv ein Bündel von Nervenfasern, so sei das ganze Gehirn eine Vereinigung von Nervenbündeln[6]. Bei der empirischen Begründung dieser Lehren wurde nun von GALL und seinen Nachfolgern dem Gehirn der Schädel substituirt; über die Ausbildung der einzelnen Organe sollte die Schädelform Auskunft geben. So ist denn auch das Bestreben unverkennbar, jene möglichst an die Oberfläche des Gehirns zu verlegen. Schon hierin tritt eine Tendenz, die Beobachtungen vorgefassten Meinungen anzubequemen, zu Tage, die sich in allen Einzeluntersuchungen wiederholt und die angeblichen Resultate derselben entwerthet. Hiervon abgesehen bilden die ungeheuerlichen psychologischen und physiologischen Grundvorstellungen der phrenologischen Lehren einen großen Rückschritt gegenüber dem geklärteren Standpunkt, den HALLER eingenommen. Während dieser das richtige Princip bereits ahnt, dass in den Centralorganen die peripheren Organe des Körpers in irgend einer Weise vertreten und mit einander verbunden sein müssten, machen die Phrenologen das Gehirn zu einem für sich bestehenden

---

[1] »Hypothesin esse video et fateor« fügt er vorsichtig hinzu. (Ebend. p. 399.)

[2] GALL et SPURZHEIM, Anatomie et physiologie du système nerveux, Vol. 1, 1810. Vgl. ferner: Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems, von denselben. Dem französ. Institut überreichtes Mémoire nebst dem Bericht der Commissäre. 1809. Die beiden Hauptverdienste GALLS um die Gehirnanatomie bestehen darin, dass er die Zergliederung des Gehirns von unten nach oben einführte, und dass er die durchgängige Faserung des Hirnmarkes nachwies.

[3] Das GALL'sche System ist ausführlich dargestellt in Bd. 2—4 des oben citirten Werkes.

[4] COMBE, System der Phrenologie, deutsch von HIRSCHFELD, 1833, S. 101 f.

[5] Vol. 4, p. 341.

[6] Vol. 1, p. 271. Vol. 2, p. 372.

Complex von Organen, für welche sie specifische Energien der verwickeltsten Art voraussetzen.

Jener Umstand, dass GALL bei einer seiner Localisationen, bei dem »Sprachsinn«, auf einer richtigen Spur gewesen ist, hat trotzdem bewirkt, dass man in neuerer Zeit nicht bloß den unleugbaren anatomischen Verdiensten GALLS wieder gerecht zu werden suchte, sondern dass man sich auch bemühte, seine phrenologischen Lehren einigermaßen zu rehabilitiren[1]. Dem gegenüber bleibt immerhin zu bedenken, dass, selbst in Bezug auf das Symptomenbild der Aphasie, der Ausdruck »Organ des Sprachsinns« insofern unzulässig ist, als wir uns ja allenfalls denken können, dass die Leitungsbahnen, die bei der Function der Sprache in Mitleidenschaft gezogen werden, in den betreffenden Hirngebieten verlaufen, als wir uns aber weder nach unserer Kenntniss des Gehirns noch nach derjenigen der psychischen Vorgänge irgendwie vorstellen können, wie ein bestimmt abgegrenzter Gehirntheil etwa in ähnlicher Weise der Sitz der sprachlichen Begabung sei, wie Auge und Ohr Aufnahmeorgane für Licht- und Schallreize oder wie die Pyramidenbahnen motorische Leitungswege sind, u. s. w. Immerhin gehört das Sprachvermögen noch zu den verhältnissmäßig einfachen »inneren Sinnen«. Aber wie soll man sich den Mechanismus vorstellen, nach welchem Gottesfurcht, Kindesliebe, Thatsachensinn, Selbstvertheidigungstrieb und ähnliche Dinge irgendwo im Gehirn localisirt sind? Mochte also GALL immerhin — dieser Ruhm soll ihm unbenommen bleiben — zu seiner Zeit einer der besten Kenner des Gehirnbaues sein; das phrenologische System ist und bleibt darum doch eine jener wissenschaftlichen Verirrungen, bei deren Entstehung, ähnlich wie bei seiner Vorläuferin, der Physiognomik LAVATERS, kritiklose Phantastik und Charlatanerie zusammenwirkten. Gegen diese Uebel gibt es keine Rettung. Fragwürdig ist darum auch der Versuch, noch andere der von GALL angeblich entdeckten »Seelenorgane« zu rehabilitiren, wie einen solchen P. J. MÖBIUS zu Gunsten des »Organs der mathematischen Anlage« unternommen hat[2]. An und für sich grenzt ja das »mathematische Talent« schon bedenklich an die übrigen psychologisch monströsen Localisationen GALLS. Zudem lässt aber die von MÖBIUS bei 300 Mathematikern constatirte ungewöhnlich starke Entwicklung des oberen äußeren Augenhöhlenwinkels eine doppelte Deutung zu. Erstens könnte sie — und das wäre vielleicht das wahrscheinlichste — eine Rückwirkung der bei angestrengtem Nachdenken zu beobachtenden mimischen Spannung der Stirnmuskeln auf das Knochenskelet des Angesichts sein; und zweitens könnte sie darin ihren Grund haben, dass sich bei hoch entwickelten Gehirnen überhaupt die Frontallappen durch ihre Masse und die Menge ihrer Furchen auszeichnen, ganz abgesehen davon, ob die vorhandene intellectuelle Begabung gerade in der Richtung des mathematischen Talentes liegen mag oder nicht. Es müsste also erst der Beweis geliefert werden, dass bei hoch entwickelten Gehirnen von Dichtern, Philosophen, Philologen u. s. w., die sich nebenbei durch die Abwesenheit mathematischer Anlagen auszeichneten, die betreffende Protuberanz gefehlt habe. Dieser Beweis ist bis jetzt nicht geliefert. Wenn er aber geliefert würde, was würde daraus folgen? Sicherlich nicht, dass es

[1] P. J. MÖBIUS, Franz Joseph Gall. SCHMIDTS Jahrb. der Medicin, Bd. 262, 1899, S. 260.

[2] P. J. MÖBIUS, Ueber die Anlage zur Mathematik. Mit 51 Bildnissen. 1900.

ein mathematisches Organ im Sinne der Phrenologie gibt, sondern höchstens dies, dass hier eine vorläufig unerklärliche Thatsache vorliege, die dem Gesetz, dass die meisten großen Männer ungewöhnlich große Schädel haben, an Erkenntnisswerth ungefähr gleichzustellen wäre.

Der Phrenologie GALLS und seiner Schüler traten vornehmlich die französischen Experimentalphysiologen in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, MAGENDIE und FLOURENS, entgegen[1]. In den Vorstellungen, welche diese Forscher über die Bedeutung der Centralorgane entwickelten, lässt sich eine Reaction gegen die phrenologischen Ansichten nicht verkennen. Bei MAGENDIE machte sich dieselbe darin geltend, dass er seine Erklärungen strenge den beobachteten Thatsachen anpasste[2]. Entscheidender wirkte FLOURENS auf die physiologischen Vorstellungen des folgenden Zeitalters ein. Seine Untersuchungen erstreckten sich auf das verlängerte Mark, die Vierhügel, das kleine und große Gehirn. Das erstere bestimmte er als das Centrum der Herz- und Athembewegungen, die Vierhügel als Centralorgane für den Gesichtssinn, das Cerebellum als den Coordinator der willkürlichen Bewegungen, die Großhirnlappen als den Sitz der Intelligenz und des Willens[3]. Aber diese Theile verhielten sich, wie er fand, zu den von ihnen abhängigen Functionen verschieden. Die centralen Eigenschaften des verlängerten Marks sieht er auf einen kleinen Raum, seinen noeud vital, beschränkt, dessen Zerstörung augenblicklich das Leben vernichte. Die höheren Centraltheile dagegen treten mit ihrer ganzen Masse gleichmäßig für die ihnen zugewiesene Function ein. Dies schließt er daraus, dass die Störungen, die durch theilweise Abtragung der Großhirnlappen, des Kleinhirns oder der Vierhügel verursacht werden, im Laufe der Zeit sich ausgleichen. Der kleinste Theil dieser Organe soll demnach für das Ganze functioniren können. Diese Auffassung der Großhirnhemisphären als der eigentlich psychischen Centren war hier offenbar zugleich von den Traditionen der Philosophie DESCARTES' beeinflusst. Denn diese hatte die Untheilbarkeit der psychischen Functionen, vor allem der Intelligenz und des Willens, betont und eben deshalb auch einen einheitlichen »Sitz der Seele« gefordert. Da sich die von DESCARTES bevorzugte Zirbel den neueren Erfahrungen gegenüber nicht mehr halten ließ, so substituirte ihr also FLOURENS das Ganze der Großhirnhemisphären. So trat die Lehre FLOURENS' schon durch ihre spiritualistische Herkunft in einen Gegensatz zu den mehr materialistisch gerichteten phrenologischen Vorstellungen, ein Umstand, der bei dem Streit dieser Anschauungen eine nicht unwesentliche Rolle spielte. In der Physiologie behauptete sich jedoch die Lehre FLOURENS' vor allem deshalb, weil sie ziemlich getreu den in den Thierversuchen sich darbietenden Beobachtungen entsprach. Man beachtete nicht, dass hier in psychologischer Beziehung ähnliche Schwierigkeiten wie bei der Organenlehre der Phrenologen wiederkehrten. Auch Intelligenz und Wille sind complexe Fähigkeiten. Dass dieselben in jedem kleinsten Theil der Großhirnlappen ihren Sitz haben sollen, ist im Grunde ebenso schwer begreiflich, als dass Sprachgedächtniss, Ortssinn

[1] Eine Kritik der phrenologischen Lehren vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus lieferte LEURET (Anatomie comparée du système nerveux, tome 1); eine solche auf Grund seiner physiologischen Versuche FLOURENS (Examen de la phrénologie. 1842).

[2] MAGENDIE, Leçons sur les fonctions du système nerveux. 1839.

[3] FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux[2]. 1842.

u. s. w. irgendwo localisirt seien. Zudem blieb es dunkel, welche Bedeutung den einzelnen Theilen, die die anatomische Zergliederung der Hirnhemisphären unterscheiden ließ, zukommen sollte, wenn diese sich in functioneller Beziehung etwa ebenso gleichartig verhielten wie die Leber.

Ohne Zweifel durch morphologische Erwägungen veranlasst, kehrten daher vielfach schon vor dem Anbruch der neuen Localisationsära die Anatomen, wo sie sich überhaupt auf Speculationen über die Bedeutung der Gehirntheile einließen, meistens zu der Vorstellung einer Localisation einzelner geistiger Fähigkeiten zurück[1]. So kam es denn auch, dass die durch FLOURENS in die Wissenschaft eingeführten Ansichten hauptsächlich in Folge einer innigeren Verbindung anatomischer, physiologischer und pathologischer Beobachtungen allmählich wankend wurden. Von entscheidendem Gewichte waren hierbei einerseits die Untersuchungen über die Elementarstructur der Centralorgane, anderseits die physiologischen und pathologischen Erfahrungen über die Localisation gewisser Sinnesfunctionen und motorischer Wirkungen. Bahnbrechend in letzteren Beziehungen wurde der erneute Hinweis auf die schon vor langer Zeit von BOUILLAUD gemachten Beobachtungen über die anatomischen Grundlagen der Aphasie durch BROCA[2]. Gleichwohl blieb zwischen diesen Resultaten und den Ergebnissen der theilweisen Abtragung der Hemisphären nach dem Vorgange von FLOURENS ein gewisser Widerspruch bestehen, da als das bleibende Symptom nach letzterer Operation nicht die Beseitigung einzelner Functionen, sondern die Abschwächung aller sich darstellte, wie dies noch in neuester Zeit GOLTZ[3] beobachtete. In der hauptsächlich zwischen H. MUNK und GOLTZ geführten Debatte wiederholte sich so in neuer Form innerhalb der Experimentalphysiologie selbst der frühere Kampf zwischen FLOURENS und der Phrenologie. Aber wie die phrenologischen Anschauungen in den oben geschilderten Formen der »Sinnescentrentheorie« und der »Seelencentrentheorie« einer wissenschaftlichen Verständigung wesentlich zugänglicher geworden sind als die alte Phrenologie, so hat auch der antiphrenologische Standpunkt die frühere, unmögliche Annahme einer Gleichwerthigkeit der einzelnen Großhirntheile aufgegeben, um mehr und mehr das Princip der Wechselwirkung derselben bei den einzelnen complexen Functionen zu betonen. Aus diesem Princip zusammen mit den mannigfachen Erscheinungen der Stellvertretung und der functionellen Aushülfe ergibt sich aber mit Nothwendigkeit eine relative Localisation der Functionen. Eine bloß relative ist sie in doppeltem Sinne: erstens weil niemals die complexen Functionen selbst, sondern immer nur ihre Elemente localisirt sind; und zweitens weil auch diese elementaren Functionen in Folge der Vorgänge der functionellen Aushülfe mannigfache Verschiebungen erfahren können.

---

[1] Vgl. z. B. BURDACH, Vom Bau und Leben des Gehirns. III. ARNOLD, Physiologie. Bd. 1, S. 836. HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele, S. 174.

[2] BROCA, Sur la siège de la faculté du language. 1861.

[3] Vgl. namentlich dessen Erörterungen in PFLÜGERS Archiv, Bd. 20, 1879, S. 10 ff.

7. Beispiele psychophysischer Analyse complexer Grofshirnfunctionen.

a. Die Sehcentren.

Unter den Sinnesnervenleitungen sind es vor allem die Hör- und die Sehleitung, die durch den verwickelten, eine große Zahl centraler Gebiete verknüpfenden Verlauf ihrer Bahnen, wie ihn die Figuren 77 u. 78 (S. 181 u. 184) schematisch veranschaulichen, zu einer physiologischen Analyse herausfordern. Doch fehlt es hierzu beim Gehörssinn an den zureichenden Anhaltspunkten für die functionelle Deutung der einzelnen in die Hörnervenleitung eingehenden Gebiete. Namentlich lassen sich die Verbindungen mit bestimmten sensumotorischen und regulatorischen Centren, wie den oberen Vierhügeln, dem Kleinhirn u. s. w., vorläufig nur ganz im allgemeinen auf die Wechselwirkungen zwischen den Gehörseindrücken und den rhythmischen Bewegungen zurückbeziehen. Der centrale Mechanismus dieser Bewegungen selbst liegt aber bis jetzt allzu sehr im Dunkeln, als dass jener allgemeine Begriff einer Wechselbeziehung in bestimmtere Vorstellungen übergeführt werden könnte. Günstiger sind wir hier beim Gesichtssinn gestellt, vielleicht weniger deshalb, weil die Untersuchung der anatomischen Substrate eine vollständigere wäre, als deshalb, weil die physiologische und psychologische Analyse der Functionen selbst weiter gefördert ist.

Anatomisch und physiologisch ist zunächst der Sehact dadurch ausgezeichnet, dass er, was in analoger Weise wohl nur noch für die Geruchsempfindungen zutrifft, gewissermaßen von Anfang an ein centraler Vorgang ist, insofern die Retina einem an die Peripherie des Körpers verlegten Hirngebiet entspricht. Demgemäß erscheint schon die Retina keineswegs als ein einfacher Aufnahmeapparat für die äußeren Lichtreize, sondern als ein verwickelt aufgebautes Organ, das nicht nur Nervenendigungen, sondern auch mannigfache, der Verknüpfung mit andern, höher gelegenen Nervencentren bestimmte gangliöse Gebilde enthält. Der einzige elementare Process, der schon in diesem peripheren Organ in gewissem Sinne seinen Abschluss findet, ist wohl jene Transformation der äußeren Lichtbewegungen in irgend einen photochemischen Vorgang, als dessen psychische Correlaterscheinung wir die Licht- und Farbenempfindung betrachten müssen. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die specifischen Sinneszellen der Retina, die Zapfen und Stäbchen (*Z*, *S* Fig. 78), die Stätten dieser Transformation[1].

---

[1] Vgl. unten Abschn. II, Cap. VIII.

Daran schließt sich nun erst der eigentliche Sehvorgang, der durch jene photochemischen Processe nur insofern vorbereitet wird, als dieselben den in den Opticusbahnen verlaufenden Erregungen ihre besondere qualitative Eigenthümlichkeit verleihen. Der Sehvorgang selbst aber setzt sich aus den mannigfachen Verbindungen zusammen, in die jene primären optischen Erregungen treten, und durch die sie erst ihren concreten, stets eine Menge von Nebenerregungen mit sich führenden Inhalt gewinnen. Vor allem werden es solche Nebenerregungen sein, die dem einzelnen optischen Reiz seine Beziehung zu andern Empfindungen mittheilen und so die Localisation und räumliche Ordnung der Lichteindrücke vermitteln. Dass hier das noch heute da und dort in der Physiologie gebrauchte Schema einer einfachen und directen Verbindung jedes Punktes der Retina mit einem entsprechenden Punkt des in der Occipitalrinde gelegenen Sehcentrums nicht genügt, erhellt ohne weiteres schon aus der Betrachtung der Fig. 78 (S. 184), obgleich diese sich darauf beschränkt, die einfachsten und einer relativ sicheren Deutung zugänglichen Leitungsbahnen schematisch anzudeuten, während andere, wie der bei der Helligkeitsadaptation eine wichtige Rolle spielende Pupillenreflex und die bis jetzt einer sicheren Deutung unzugängliche Zweigleitung zum Kleinhirn, unberücksichtigt geblieben sind. Am ehesten scheint sich die directe Sehstrahlung *s s* jenem einfachsten Schema zu fügen. Doch ist schon diese Bahn in dem Thalamusgebiet, das sie durchsetzt (*A K*), durch Knotenpunkte unterbrochen, in denen wahrscheinlich zugleich Verbindungen mit andern Bahnen stattfinden. Sodann bewirkt, wie wir oben (S. 185, 229 ff.) sahen, die Kreuzung der Sehnerven eine theilweise Umlagerung der Bahnen der rechten und linken Seite, die den Functionen des binocularen Sehens angepasst ist, dabei aber zugleich auf eine Beziehung zu den von der Occipitalrinde ausgehenden centrifugalen motorischen Innervationen hinweist. Diese Beziehung gewinnt überdies in der Structur der Sehrinde (S. 218) sowie in der wahrscheinlichen Existenz von ihr ausgehender centrifugaler Leitungen (*c' f'* Fig. 78) ihre Stütze. Weiterhin ist aber eine zweite Hauptleitung der Sehnervenbahnen, die in Anbetracht der Lage des Chiasma ohne Zweifel an jenen die Hauptbahn umfassenden Kreuzungen in entsprechender Weise theilnimmt, nach dem Mittelhirngebiet gerichtet, wo sie im oberen Vierhügel (*O V*) in eine doppelte Verbindung eintritt. Die erste ist eine reflectorische zu den Kernen der Augenmuskelnerven (*r r*), die wahrscheinlich je nach der im Chiasma stattfindenden Faservertheilung und nach den durch das binoculare, panoramische oder stereoskopische, Sehen gesetzten Bedingungen eine gleichseitige und eine gekreuzte zugleich ist. Die zweite Verbindung ist eine sensorische, indem jene muthmaßlich centrifugalen Opticusendigungen in der Retina (*c f*)

ebenfalls im Mittelhirngebiet entspringen. Die Erregungen, die auf dieser Bahn geleitet werden, können theils von der im gleichen Hirngebiet endigenden centripetalen Bahn *c p*, theils von der ihm vom Sehcentrum aus zugeleiteten höheren centrifugalen Bahn *c' f'* zugeführt werden: in beiden Fällen werden wohl, wie die functionellen Beziehungen vermuthen lassen, die Bahnen einen gekreuzten Verlauf nehmen, da es nahe liegt, in diesem centrifugalen System *c f*, *c' f'* die Substrate der Miterregungen zu sehen, die sich auch physiologisch als Mitempfindungen nachweisen lassen, während sie außerdem wahrscheinlich bei den Functionen des binocularen Sehens eine mitwirkende Rolle spielen. Im Hinblick auf die bei den letzteren wirksamen motorischen Synergien und ihre Abhängigkeit von den sensorischen Erregungen des Sehcentrums wird aber der centrale Antheil *c' f'* dieser centrifugalen Bahn, neben der Verbindung mit ihrer sensorischen Fortsetzung *c f*, muthmaßlich noch eine weitere mit der motorischen Bahn *r r* eingehen, so dass nun die Regulirung der Augenbewegungen nach den Lichteindrücken auf doppeltem Wege stattfinden kann: reflectorisch durch directe Auslösung von *c p* her, und centromotorisch durch die von der Sehrinde aus in *c' f'* zugeleiteten Erregungen.

Nun ist natürlich im allgemeinen vorauszusetzen, dass jede Erregung die irgend einen Punkt des peripheren Sehorgans trifft, die verschiedenen Leitungswege, die sich ihr eröffnen, gleichzeitig einschlägt, solange nicht in Folge von Leitungsunterbrechungen bestimmte Bahnen unzugänglich geworden sind. In dem ganzen Complex von Organen, die auf solche Weise bei einem einzelnen Sehact zusammenwirken, bilden die Retina einerseits und das Sehcentrum der Occipitalrinde anderseits die einander gegenüberliegenden Hauptcentren, von denen das erste, am meisten nach außen gekehrte bei der Entstehung der Empfindung, das zweite, centralste bei der letzten Verbindung der einzelnen functionellen Componenten des Sehactes die entscheidende Rolle spielt. Jene Umsetzung der Lichtschwingungen in photochemische Vorgänge, die in den Elementen der Retina stattfindet, ist mindestens zur ersten Entstehung von Lichtempfindungen unerlässlich; denn, wie die Beobachtung Blindgeborener lehrt, kann das Gehirn, ohne dass zuvor die Netzhaut in Function war, keine Lichtempfindungen vermitteln. Dagegen können die einmal entstandenen Sehfunctionen nach der Entfernung des äußeren Sinnesorgans fortdauern, da noch der Erblindete mit atrophischen Sehnerven, wenn er überhaupt einen lebhaften Farbensinn besaß, farbige Erinnerungsbilder sieht und sich namentlich farbenreicher Träume erfreuen kann. Hiernach muss man annehmen, dass die Erregungsvorgänge in den centralen Apparaten, insbesondere in denen des occipitalen Sehcentrums, durch den Einfluss,

den die äußeren Reizungsvorgänge auf sie ausüben, selbst allmählich diesen letzteren ähnlich werden, eine Veränderung, die mit der in so manchen andern Thatsachen sich bestätigenden großen Adaptationsfähigkeit der centralen Nervensubstanz an die wechselnden Erregungsbedingungen zusammenhängt. Wie hier in intensiver, so documentirt sich nun in extensiver Richtung diese Adaptationsfähigkeit auch bei dem centralen Sehprocess in den mannigfachen Stellvertretungen, die bei der Ausschaltung bestimmter Centraltheile wirksam werden. Abgesehen von den unerheblicheren Erscheinungen dieser Art, die bei centralen Läsionen wahrscheinlich auf die vicariirende Function benachbarter Theile desselben Hirngebiets, z. B. einzelner Theile der Sehrinde für einander, zurückzuführen sind, kommen hier namentlich zwei von einander wieder sehr verschiedene Stellvertretungen zwischen den beiden Hauptgebieten der Sehleitung, dem Mittel- und dem Großhirngebiet, in Betracht. Da beide Gebiete sensorische und motorische Leitungen der gleichen peripheren Organe in sich vereinigen, so ist an und für sich eine Erhaltung gewisser wesentlicher Sehfunctionen, und durch eintretende Uebung ein theilweiser Ersatz des hinwegfallenden andern Centralgebietes möglich. In der That bestätigt dies, wie wir sahen, die Beobachtung. Besonders trifft es in dem Sinne zu, dass das Sehcentrum des Mittelhirns noch die wesentlichsten Sehfunctionen unterhalten kann, wenn das occipitale Sehcentrum hinwegfällt (S. 261 ff.). Freilich zeigen dabei zugleich die immerhin selbst nach ausgiebiger Stellvertretung zurückbleibenden Defecte, dass der normale Sehact eine complexe Function ist, die an das Zusammenwirken aller dieser selbst schon mit complexen Functionen behafteten Centren gebunden ist.

Bei dieser Analyse der centralen Sehfunctionen sind namentlich zwei Momente noch außer Betracht geblieben, deren Bedeutung wir zwar im allgemeinen vermuthen, aber bis jetzt nicht näher im einzelnen abschätzen können: das eine besteht in den Beziehungen zu den im Kleinhirn vorhandenen motorischen Regulationsvorrichtungen, das andere in den durch die Associationssysteme der Großhirnrinde vermittelten Verbindungen mit andern Sinnescentren sowie mit centraleren Hirngebieten, die nicht direct bestimmten Sinnesgebieten zugeordnet sind, sondern selbst schon Vereinigungspunkte verschiedener sensorischer und motorischer Leitungsbahnen enthalten. Da keine optische Erregung denkbar ist, die nicht in irgend einem Grade wenigstens einen Theil dieser mannigfachen Miterregungen auslöst, so würde sich schon aus den morphologischen Verhältnissen der Sehleitung und aus der physiologischen Analyse der Vorgänge mit Sicherheit der Schluss ergeben, dass ein noch so einfacher Sehact stets ein zusammengesetzter physiologischer Vorgang ist, auch

wenn die psychologische Analyse der Sehprocesse nicht mit zwingender Nothwendigkeit auf diese Complication der Bedingungen hinwiese[1].

b. Die Sprachcentren.

Mit dem Namen der »Sprachregion« pflegt man ein Rindengebiet zu bezeichnen, dessen Läsionen, mögen sie nun ausgedehntere oder beschränktere Theile desselben treffen, von Störungen der Sprachfunctionen begleitet sind, ohne dass sich gleichzeitig andere psychische Störungen, namentlich solche der sogenannten »Intelligenz«, bemerklich zu machen pflegen. Wo letzteres der Fall ist, da hat man stets guten Grund, dies auf weitergreifende Veränderungen anderer Rindengebiete zurückzuführen. Auch können solche durch diffuse Hirnerkrankungen veranlasste psychische Störungen von Sprachstörungen oder von einer völligen Aufhebung der Sprache begleitet sein, ohne dass die Sprachregion selbst direct betroffen ist. Da in diesem Fall die Sprachstörungen offenbar secundäre Symptome sind, so haben für die Beziehungen der Sprache zu bestimmten Rindengebieten nur jene Erscheinungen eine Bedeutung, die bei ausschließlicher Verletzung der eigentlichen Sprachregion beobachtet werden. Diese Region hat nun, im Unterschiede von den durchgängig bilateral auf der Hirnrinde angelegten Sinnescentren, wie schon früher bemerkt wurde[2], die Eigenschaft ausschließlich unilateral, und zwar bei der gewöhnlichen rechtshändigen Beschaffenheit des Menschen, der Kreuzung der Leitungsbahnen entsprechend, linksseitig ausgebildet zu sein, wobei zugleich das Rindengebiet der gegenüberliegenden Seite nicht etwa einer andern Function dient, sondern theils wohl nur eine für gewöhnlich relativ zurücktretende Functionshülfe leistet, theils aber bei Aufhebung der Function des Hauptcentrums durch eine in den neuen Bedingungen begründete specielle Einübung allmählich für dasselbe eintritt. Dies wenigstens scheint der einzige Weg zu sein, um die in solchen Fällen, wo das linksseitige Sprachcentrum in weitgehendem Umfang zerstört war, trotzdem beobachtete Restitution der Functionen zu erklären.

Die ganze »Sprachregion« zerfällt nun nach den pathologischen Beobachtungen über die nach partiellen Zerstörungen derselben eintretenden Erscheinungen in mehrere Unterregionen oder sogenannte »Sprachcentren«, deren jedes einem bestimmten Theil der Functionen der Sprache vorzustehen scheint. Am frühesten unter ihnen ist wegen der augenfälligen Folgen seiner Verletzungen das »motorische Sprachcentrum« aufgefunden worden: es nimmt die Rinde des hinteren Dritttheils der dritten Stirnwindung ein (BROCA'sche Windung, *M* Fig. 102). Zerstörungen dieses

[1] Vgl. unten Abschn. III das Capitel über die Gesichtsvorstellungen.
[2] Vgl. oben S. 237.

Gebiets und seiner subcorticalen Fasern ziehen die Erscheinungen der »motorischen« oder »ataktischen« Aphasie nach sich: sie besteht, je nach der Ausdehnung der Zerstörung, in vollständiger Aufhebung der Sprachbewegungen oder bloß in der Aufhebung oder Erschwerung einzelner Articulationen, bei übrigens erhalten gebliebener willkürlicher Innervation der Sprachmuskeln. Unter den übrigen Centren scheidet sich am deutlichsten das »sensorische« oder »akustische Sprachcentrum« durch den ausgeprägten Charakter der seine Läsionen begleitenden Symptome: es nimmt die erste Schläfewindung, namentlich die beiden hinteren Dritttheile derselben ein (*A* Fig. 102), ohne dass sich übrigens dieses Gebiet von dem in die gleiche Gegend fallenden allgemeinen Hörcentrum deutlich

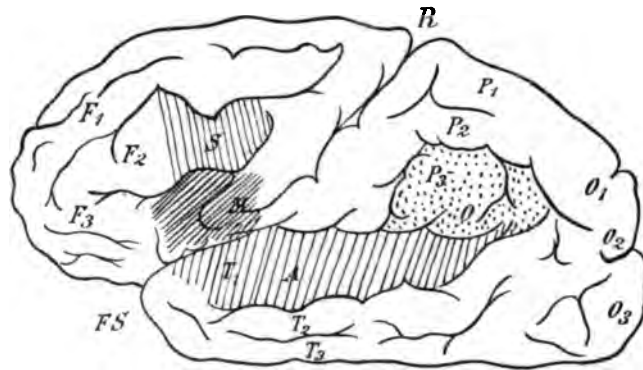


Fig. 102. Lage der Sprachcentren in der Rinde der linken Großhirnhemisphäre. *M* motorisches, *A* akustisches, *O* optisches Sprachcentrum. *S* Centrum der Schreibebewegungen. (Die Bedeutung der übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 65, S. 141.)

sondern ließe (WERNICKE'sches Centrum). Zerstörungen desselben haben die Erscheinungen der »sensorischen« oder »amnestischen Aphasie« zur Folge: die Worte können meist vollkommen articulirt, nachgesprochen oder gelesen werden; aber der Patient hat die Fähigkeit verloren, für seine Vorstellungen die entsprechenden Worte zu finden, und in extremen Fällen vermag er die Worte zu hören, aber nicht zu verstehen, d. h. mit ihrem Bedeutungsinhalt zu associiren, ein Zustand, den man als »Worttaubheit« bezeichnet hat. Auch diese Störungen treffen je nach dem Umfang der Verletzung entweder den ganzen Wortschatz der Sprache oder nur einzelne Bestandtheile desselben, letzteres namentlich bei den geringeren Graden der »Amnesie«, die überhaupt durch alle möglichen Gradabstufungen in die Zustände der gewöhnlichen Gedächtnissschwäche übergehen können. So werden zuweilen bloß einzelne Wortclassen, namentlich Eigennamen und Gegenstandsbezeichnungen oder in schwereren

Fällen alle Wörter mit Ausnahme der am häufigsten gebrauchten Partikeln und Interjectionen vergessen. Man pflegt danach totale und partielle Amnesie zu unterscheiden. Als eine besondere, übrigens meist zugleich in das Symptomenbild der ataktischen Aphasie hinüberspielende Unterform der partiellen Amnesie lässt sich endlich die sogenannte Paraphasie betrachten: sie besteht in ihrer amnestischen Form darin, dass für ein bestimmtes Wort ein anderes, falsches eingesetzt wird; in ihrer ataktischen darin, dass das Wort falsch ausgesprochen wird, weil einzelnen Lauten andere substituirt werden.

Etwas unsicherer verhält es sich mit der Localisation zweier weiterer, an sich nicht zur Sprache im engeren Sinne des Wortes gehöriger, aber mit ihr nahe zusammenhängender Functionen: des Schreibens, das sich, als eine vorzugsweise motorische Leistung, der Articulation der Laute, und des Lesens, das sich, als ein mehr sensorischer Vorgang, zunächst der akustischen Wortauffassung anschließt. Mehrfach wurde beobachtet, dass einer Aufhebung der Schreibebewegungen, bei im übrigen erhaltener willkürlicher Contractionsfähigkeit der betheiligten Muskeln, die Läsion eines unmittelbar über dem motorischen Centrum gelegenen, der zweiten Stirnwindung angehörigen Rindengebietes zu Grunde lag (*S* Fig. 102). Man hat dieses Symptomenbild als Agraphie bezeichnet. Es ist übrigens, wie es scheint, selten rein ausgebildet, sondern bald eine Begleiterscheinung der motorischen Aphasie, bald mit Störungen auch der sonstigen willkürlichen Hand- und Fingerbewegungen verbunden. Auch zeigt die Vergleichung mit der Lage der allgemeinen Bewegungscentren (Fig. 88, S. 203), dass die letzteren und die Centren für die speciellen Functionen des Sprechens und Schreibens unmittelbar an einander grenzen, soweit sie nicht ganz zusammenfallen. Dem Verhältniss des Schreibe- zum Articulationscentrum entspricht sodann einigermaßen das des optischen zum akustischen Sprachcentrum. Ersteres scheint nämlich nach mehreren Beobachtungen einem zwischen dem allgemeinen Sehcentrum und dem akustischen Sprachcentrum gelegenen Gebiet der dritten Parietal- und zweiten Occipitalwindung (des sogen. gyrus angularis, *O* Fig. 102) anzugehören. Zerstörungen dieser Region ziehen das eigenthümliche Symptomenbild der »Alexie« oder »Wortblindheit« nach sich: Worte können gesprochen, auch gehört, verstanden und erinnert werden; aber die geschriebenen oder gedruckten Wortbilder werden nicht mehr verstanden, sie erscheinen als Bilder ohne Sinn, obgleich im übrigen die Functionen des Sehens ungestört geblieben sind. Alle diese Störungen können nun nicht nur in der mannigfaltigsten Weise combinirt, und jede wieder in verschiedenen Graden ausgebildet vorkommen, sondern sie können auch von weiteren centralen Störungen begleitet sein, so dass sich die Symptomenbilder jener typischen Formen der Aphasie nur

selten rein und unvermischt mit andern Erscheinungen darbieten. Zugleich zeigen die Läsionen der verschiedenen Regionen selbst wieder etwas abweichende Wirkungen, je nachdem mehr die Rinde selbst oder die subcorticalen Theile betroffen sind, daher man corticale und subcorticale Störungen zu unterscheiden pflegt. Die letzteren werden auch als intercorticale oder Leitungsstörungen bezeichnet, indem man voraussetzt, dass, während die Rindenläsionen die Sprachcentren selbst treffen, solche subcorticale Verletzungen die durch Associationsfasern vermittelten Leitungen zwischen verschiedenen Centren unterbrechen[1].

Diese mannigfachen Gradabstufungen und Combinationen der Erscheinungen sollen nun bloß insoweit hier etwas näher verfolgt werden, als sie für die Beurtheilung der psychophysischen Seite der Erscheinungen maßgebend sind und in die eigenthümliche Bedeutung jener Kategorie complexer »Centren«, zu der die Sprachcentren gehören, einen Einblick gewähren. In dieser Beziehung sind namentlich die Verbindungen von Interesse, in denen die typischen Fälle sogenannter motorischer und sensorischer Aphasie zur Beobachtung kommen, sowie die Erscheinungen wechselseitiger Aushülfe und allmählicher Restitution der Functionen, die dabei auftreten. Für jene Verbindungen bieten sich natürlich die Associationsbahnen, die überall zwischen den in Fig. 102 abgegrenzten Centren anatomisch nachzuweisen sind, als naheliegende Hülfsmittel. Da sich jedoch mehr als diese allgemeine Möglichkeit einer Synergie der verschiedenen Centren bis jetzt dem anatomischen Bild nicht entnehmen lässt, so pflegt die Pathologie, um über die Zusammenhänge in den einzelnen Fällen Rechenschaft zu geben, ihren Erörterungen ein geometrisches Schema zu Grunde zu legen, in welchem die Centren selbst durch Kreise, die Leitungsbahnen zu ihnen und zwischen ihnen durch einfache Verbindungslinien dieser Kreise dargestellt sind. Ein einfaches derartiges Schema zeigt z. B. die Fig. 103. Es schließt sich im wesentlichen dem von LICHTHEIM entworfenen Schema an[2]. Die kleinen Kreise *M* und *S* (*A*) bezeichnen das primäre motorische und sensorisch-akustische Sprachcentrum; *E* und *O* bezeichnen die ihnen beigeordneten secundären Centren, *E* das der Schreibebewegungen, *O* das der optischen Wortbilder. Neben diesen Centren haben sich jedoch alle schematischen Darstellungen dieser

[1] WERNICKE, Der aphasische Symptomencomplex. 1874.

[2] LICHTHEIM, Brain, a journal of Neurology, Vol. 7, 1885, p. 437. Ein einfacheres bloß das motorische und sensorische Centrum berücksichtigendes Schema, an welches das LICHTHEIM'sche anknüpft, ist zuerst von WERNICKE (a. a. O.) entworfen worden; es ist in Fig. 103 durch die ausgezogenen Linien angedeutet. Ein dem LICHTHEIM'schen ähnliches, das sachlich übereinstimmt, aber ein etwas verwickelteres äußeres Ansehen hat, ist schon vorher von KUSSMAUL entworfen worden. (KUSSMAUL, Die Störungen der Sprache. 1877. S. 183.)

Art genöthigt gesehen, noch den Beziehungen zu dem Vorstellungs- oder Begriffsinhalt der Wörter durch ein sogenanntes »Begriffscentrum« *C* und die nach ihm gerichteten Verbindungslinien der primären Sprachcentren *M* und *S* (*A*) Ausdruck zu geben. Dabei erhellt ohne weiteres, dass dieses Centrum *C*, ebenso wie der ihm beigelegte Name, eigentlich nur ein unbestimmter Ausdruck für die mannigfachen Beziehungen ist, in denen die verschiedenen Sprachcentren mit allen den Rindengebieten stehen müssen, denen ein Antheil an der Entstehung des Vorstellungs- und Gefühlsinhalts der sprachlichen Bestandtheile zugeschrieben werden kann,

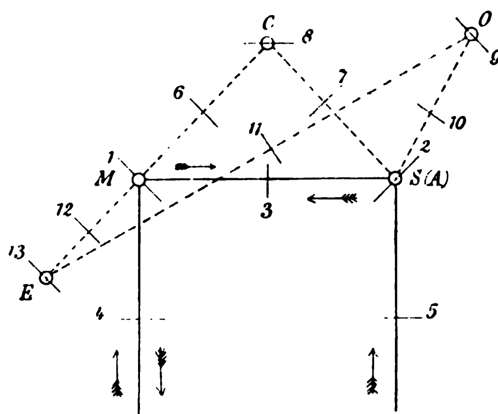


Fig. 103. Schema der Sprachcentren und ihrer Verbindungen, nach WERNICKE und LICHTHEIM.

eines Inhaltes, den wir im folgenden der Kürze wegen unter dem in diesem Fall gerade wegen seiner Unbestimmtheit sich empfehlenden Ausdruck »Bedeutungsinhalt« zusammenfassen wollen. Dass nun dieser Bedeutungsinhalt unmöglich an irgend ein bestimmt abgegrenztes Centralgebiet gebunden sein kann, dass vielmehr in denselben bald diese bald jene Sinnescentren nebst noch manchen andern der unbestimmten Kategorie der »Associationscentren« zugehörigen Regionen eingehen werden, ist selbstverständlich. Der Kreis *C* kann hier also nur als das unbestimmte Symbol dieser mannigfachen Beziehungen gelten. Dies vorausgesetzt, macht nun das Schema zunächst das Vorkommen zweier allgemeiner Formen von Sprachstörungen verständlich. Aufhebungen einzelner Functionen werden eintreten, wenn irgend welche unter den Sprachcentren selbst, *M*, *S* (*A*), *E* u. s. w., ganz oder theilweise zerstört sind; Leitungsunterbrechungen oder, psychologisch ausgedrückt, Aufhebungen der zwischen den verschiedenen Theilen der Sprachfunction stattfindenden Associationen werden eintreten, wenn die Verbindungsbahnen zwischen den Centren, z. B. bei *3*, *6*, *10* u. s. w., unterbrochen werden. Dabei müssen sich im letzteren Fall je nach der Richtung, in welcher die Vorgänge geleitet werden, bez. in welcher die Associationen stattfinden, die Erscheinungen verschieden gestalten. Doch nimmt man im allgemeinen an, dass zwischen den Centren selbst die Leitungen in jeder Richtung erfolgen können, und dass sich nur die peripheren

Zuleitungen zu den beiden Hauptcentren *M* und *S* in dem Sinne gegenüberstehen, dass dem Centrum *S* die Erregungen von den unmittelbaren Hörcentren und durch diese von den peripheren Gehörorganen centripetal zugeführt werden, während von *M* centrifugale Impulse zunächst zu den directen motorischen Centren der Hirnrinde und dann von diesen aus, wahrscheinlich zugleich unter Mitwirkung der coordinirenden und regulatorischen Centren des Zwischen-, Mittel- und Kleinhirns, den Articulationsorganen übermittelt werden. Dabei lassen jedoch die die Bewegungen der letzteren begleitenden Articulationsempfindungen überdies centripetale, von den Bewegungsorganen ausgehende Erregungen als die Substrate dieser für den ungestörten Ablauf der sprachlichen Articulationen überaus wichtigen Empfindungen annehmen. In Fig. 103 ist dieses Verhältniss durch die zwei Pfeile bei *4* angedeutet.

Nun lassen sich ohne Schwierigkeit an einem derartigen Schema der Sprachcentren und ihrer Verbindungen die typischen Formen der Sprachstörungen und ihre möglicher Weise vorkommenden Combinationen ablesen. So wird die Zerstörung von *M* das Bild der motorischen, die von *S* das der amnestischen Aphasie; eine Läsion von *E* wird Agraphie, eine solche von *O* Wortblindheit zur Folge haben. Aber auch die bei Leitungsstörungen möglichen complicirteren Symptome ergeben sich leicht aus dem Schema. So wird eine Leitungsunterbrechung zwischen *M* und *S* (bei *3*) bewirken, dass zwar Worte gehört und, sofern die Leitung von *S* nach *C* intact ist, in ihrer Bedeutung verstanden werden, und dass ferner, abweichend von der corticalen motorischen Aphasie, spontan Worte mit richtigem Bedeutungsinhalt ausgesprochen werden können, falls nur die Leitung zwischen *C* und *M* intact ist, wogegen gehörte Worte nicht oder nur mit Schwierigkeit (vielleicht durch Vermittelung der Vorstellungscentren *C*) nachgesprochen werden, weil eben die, wie man annimmt, in dem Mark des Insellappens verlaufende Associationsbahn zwischen *M* und *S* nicht mehr functionirt. Aehnliche Folgerungen ergeben sich bei Leitungsunterbrechungen zwischen *M* und *E*, *S* und *O*, *O* und *E*. Eine Unterbrechung bei *12* wird z. B. bewirken, dass das Nachschreiben gehörter Worte aufgehoben ist, während, falls nur die Leitung *O E* fortbesteht, das Abschreiben gesehener Schriftbilder noch möglich ist, u. s. w.

So vollständig nun aber auch dieses Localisationsschema über die mannigfachen Formen möglicher Störungen Rechenschaft zu geben scheint, so ist es doch in doppelter Beziehung kein Bild der Wirklichkeit: erstens insofern es gewisse Störungen als wahrscheinlich, ja als nothwendig voraussagt, die thatsächlich gar nicht oder doch nur mit erheblichen Einschränkungen und Modificationen vorkommen; und zweitens weil es eine

Menge von Erscheinungen, namentlich von qualitativen Eigenthümlichkeiten der Störungen und von Aushülfsleistungen durch Wechselwirkungen verschiedener Functionen, unerklärt lässt[1]. In ersterer Beziehung mag es hier genügen, auf das auffallendste Beispiel einer solchen Incongruenz zwischen dem anatomischen Schema und der thatsächlichen Beziehung der Functionen hinzuweisen: auf die Annahme von Leitungsstörungen zwischen *S* und *M*, die, bei erhaltenem Wortverständniss und spontaner Wortbildung, die Umsetzung des gehörten in das gesprochene Wort beseitigen sollten. Erscheinungen solcher Art kommen in reiner Form überhaupt nicht vor; man hat meist Symptome von Paraphasie hierher gestellt, die complicirteren Ursprungs zu sein scheinen[2]. Diese Incongruenz zwischen dem Schema und der Wirklichkeit hängt aber offenbar mit einer weiteren unzutreffenden Voraussetzung zusammen, bei welcher der thatsächliche psychologische Zusammenhang der Sprachfunctionen unbeachtet geblieben ist: mit der Voraussetzung nämlich, dass die Centralgebiete *C*, deren Function zur Entstehung des »Bedeutungsinhaltes« einer Wortvorstellung gefordert wird, in gleicher Weise mit den motorischen wie mit den sensorischen Sprachcentren verbunden seien. Das ist nach den normalen Erscheinungen der sprachlichen Associationen durchaus unzutreffend. Vielmehr zeigt sich die Möglichkeit einer Articulationsbewegung so innig mit dem akustischen Wortbild associirt, und das letztere bewährt sich so oft selbst als ein zeitlich der Articulation vorausgehender Bestandtheil der gesammten Wortcomplication, dass es viel wahrscheinlicher sein würde, den indirecten Weg *C S M*, als den directen *C M* für jene Association anzunehmen. Ist dies der Fall, dann wird aber selbstverständlich auch das als Folge der Leitungsunterbrechung bei *3* vorausgesagte Symptomenbild ein wesentlich anderes sein: Uebertragung des gehörten in das articulirte Wort und spontane Articulation müssten dann immer gleichzeitig gestört sein. Trifft letzteres trotzdem nicht in allen Fällen vollständig zu, so beweist das wiederum nur, dass bei der Aufstellung des Schemas functionelle Momente unberücksichtigt geblieben sind, deren entscheidender Einfluss die Brauchbarkeit eines solchen Schemas überhaupt zweifelhaft macht.

In der That machen sich nun solche functionelle Momente vor allem in zwei Gruppen von Erscheinungen geltend, die ihrem ganzen Charakter nach der Einordnung irgend welcher Störungssymptome in ein festes Localisationsschema widerstreben. Die erste dieser Erscheinungsgruppen besteht in den qualitativen Eigenthümlichkeiten, die der pathologischen

---

[1] Vgl. hierzu die kritischen Bemerkungen, Völkerpsychologie, Bd. 1, I, S. 495 ff.

[2] S. FREUD, Zur Auffassung der Aphasien. 1891. STÖRRING, Vorlesungen über Psychopathologie. 1900, S. 127 ff.

Amnesie im ganzen genau in derselben Weise wie dem normalen Verfall des Wortgedächtnisses im höheren Alter zukommen. Sie äußern sich darin, dass diejenigen Wörter am leichtesten dem Gedächtniss entschwinden, die im Bewusstsein mit concreten sinnlichen Vorstellungen associirt sind. Das am leichtesten und darum auch im Alter am frühesten sich einstellende Symptom der Amnesie ist demnach das Vergessen der Eigennamen. Nach ihnen kommen die concreten Gegenstandsbegriffe, wie Stuhl, Tisch, Haus u. dergl. Etwas fester haften die concreten Verba, wie gehen, stehen, schneiden, schlagen u. s. w., noch mehr die abstracten Gegenstands- und Verbalbegriffe, wie Tugend, Liebe, Hass, haben, sein, werden u. dergl. Zuletzt kommen, als die Wörter, die am sichersten festgehalten werden, neben den Interjectionen die abstracten Partikeln, wie aber, denn, und, weil u. s. w.[1] Dass von dieser Erscheinungsfolge kein noch so verwickelt construirtes anatomisches Schema Rechenschaft zu geben vermag, ist einleuchtend. Dagegen erklärt sich dieselbe ohne weiteres aus den Associationen, in denen sich die Wortvorstellungen regelmäßig in unserm Bewusstsein befinden. Je unmittelbarer nämlich eine Wortvorstellung eine bestimmte Objectsvorstellung wachruft, um so mehr kann auch hinwiederum die letztere selbst das Wort in unserm Bewusstsein vertreten. Bekannter Personen erinnern wir uns leicht, ohne gleichzeitig ihre Namen zu reproduciren; ebenso können concrete Objectsvorstellungen, wie Tisch, Stuhl, Haus u. s. w., unmittelbar und ohne die sie bezeichnenden Worte in unser Denken eingehen. Die abstracten Begriffe dagegen können nur mit Hülfe der entsprechenden Worte gedacht werden, und unter diesen sind dann wieder naturgemäß die am häufigsten gebrauchten Partikeln bevorzugt. Auf diese Weise erklären sich also die Erscheinungen der fortschreitenden Amnesie ohne weiteres functionell aus den psychologischen Associationen einerseits und aus den allgemeinen Wirkungen der functionellen Uebung anderseits. Nun werden natürlich auch diese Erscheinungen ihre physiologischen Grundlagen haben. Aber diese Grundlagen können nicht irgendwie als stabile, in festen Centren und ihren Verbindungen gegebene, sondern nur als labile, durch die Function selber sich ausbildende und fortwährend durch sie sich verändernde gedacht werden.

Zu der nämlichen Folgerung führt noch unmittelbarer die zweite oben erwähnte Gruppe von Erscheinungen: die im Gefolge der Sprachstörungen regelmäßig sich einstellenden Aushülfs- und Stellvertretungssymptome, die wiederum auf die überall hervortretende Wirksamkeit von Associationen und die allmähliche Einübung der letzteren hinweisen. Namentlich zeigt

---

[1] KUSSMAUL, Störungen der Sprache, S. 163 f.

auch hier die sogenannte amnestische Aphasie solche associative Ausgleichungserscheinungen in der mannigfaltigsten Weise. Nicht selten kommt es vor, dass das Wort für einen Gegenstand unmittelbar nicht zur Verfügung steht, dass es aber sofort erinnert wird, wenn absichtlich andere Wortvorstellungen, die oft mit ihm verbunden vorkommen, reproducirt werden. In einem berühmt gewordenen Fall vermochte ein Patient, der sich durch eine Kopfverletzung eine fast totale Amnesie zugezogen hatte, die vergessenen Wörter regelmäßig dadurch zu finden, dass er sie schrieb. Ferner vermochte er Eigenschaften von Gegenständen weder zu nennen, wenn die Gegenstände selbst genannt wurden, noch wenn ihm die betreffenden Eigenschaften an andern Gegenständen vorgezeigt wurden, wohl aber, nachdem eine Besserung des Zustandes eingetreten war, dann, wenn er die Gegenstände selbst sah[1]. Man hat in solchen Fällen, die sich der Anwendung eines jeden festen Localisationsschemas entziehen, zuweilen von »functioneller Aphasie« gesprochen und diese den typischen Formen corticaler und subcorticaler Aphasie gegenübergestellt. In Wahrheit kommen aber solche Fälle von associativer Aushülfe so verbreitet vor, dass man wohl annehmen darf, da, wo derartige Erscheinungen namentlich bei mäßigeren Graden der Störung nicht berichtet werden, seien sie eben bloß nicht beobachtet oder nicht ausdrücklich constatirt worden. Alle diese Störungen sind eben functionelle und anatomische zugleich, und das erste schließt nicht das zweite an sich, sondern es schließt nur jene feste Localisation aus, welche in den Schematisirungen der Centren und ihrer Verbindungen vorausgesetzt wird. Der Fehler, der hierbei unterläuft, liegt aber darin, dass man von den anatomischen Verhältnissen ausgeht, um dann die vorgefundenen functionellen Symptome so genau wie möglich bestimmten Rindengebieten zuzutheilen, während es doch offenbar vor allem erforderlich ist, die Functionen selbst zu analysiren und dann erst zuzusehen, wie von den Ergebnissen dieser Analyse aus die anatomischen Verhältnisse zu beurtheilen sind.

Stellt man diesen Gesichtspunkt voran, so müssen nun nothwendig diejenigen psychologischen Thatsachen, aus denen sich associative Beziehungen der einzelnen Bestandtheile einer Wortvorstellung sowie verschiedener Wortvorstellungen zu einander erschließen lassen, die Grundlage der Betrachtung bilden. Die Gesammtheit dieser associativen

[1] Fall von GRASHEY, Archiv f. Psychiatrie, Bd. 16, S. 694 ff. Derselbe Fall ist dann weiter untersucht von R. SOMMER (Zeitschr. f. Psych. und Physiol. der Sinnesorg. Bd. 2, S. 143) und GUST. WOLFF (ebend. Bd. 15, S. 1 ff.). Vgl. die eingehendere Discussion dieses interessanten Falles in meiner Völkerpsychologie, Bd. 1, I, S. 502 ff., und bei STÖRRING, Vorlesungen über Psychopathologie, S. 132 ff. Eine Uebersicht der weiteren, sehr umfangreichen neueren Litteratur über Aphasie und Amnesie gibt O. VOGT, Zeitsch. f. Hypnotismus, Bd. 6, 1897, S. 215, 266 ff. Vgl. außerdem PICK, Archiv für Psychiatrie, Bd. 28, S. 1 ff., und CH. BASTIAN, Aphasia and other speech defects. 1898.

Beziehungen können wir kurz als die **psychologische Structur der Wortvorstellungen** bezeichnen. Legen wir hierbei die Bewusstseinsconstitution des entwickelten Culturmenschen mit ihren durch die Uebung an die natürliche Function der Sprache gebundenen künstlich ausgebildeten Fähigkeiten des Lesens und Schreibens zu Grunde, so ist demnach bei der Beurtheilung der Gesammtheit dieser Leistungen und der in ihrem Gebiet vorkommenden Störungen zunächst davon auszugehen, dass jede **vollständige Wortvorstellung** eine complicative Association aus **drei** Bestandtheilen, Sprachlaut (L), Schriftbild (S) und Bedeutungsinhalt (B) ist, deren jeder sich dann wieder aus **zwei** engeren Bestandtheilen zusammensetzt. So der Sprachlaut L aus akustischer Vorstellung (a) und Articulationsempfindung (m); das Schriftbild S aus optischer Vorstellung (o) und graphischen Bewegungsempfindungen (m'), wobei die letzteren ursprünglich wohl den pantomimischen Mitbewegungen entsprechen, die beim Naturmenschen die Rede begleiten, um dann erst durch die Cultur in die specifische Form der Schreibebewegungen übergeführt zu werden. Endlich der Bedeutungsinhalt B zerlegt sich im allgemeinen in einen Vorstellungsbestandtheil (v) und ein von diesem und von der sonstigen Constellation des Bewusstseins, besonders von der Beziehung zu andern vorangegangenen und gleichzeitigen Inhalten abhängiges Gefühl (g). Wie der Bedeutungsinhalt B, so sind aber auch die übrigen Bestandtheile L und S der Wortvorstellung an andere Bedeutungs- und Wortvorstellungen in der mannigfaltigsten Weise associativ gebunden, so dass jede derartige Verbindung $L\ S\ B$ niemals für sich allein, sondern eigentlich immer nur als ein aus einem mehr oder minder complicirten Associationsgewebe relativ isolirbares Gebilde vorkommt. Nun weisen alle Erscheinungen der Sprache und so auch alle Störungen derselben darauf hin, dass nicht bloß diese Associationen mit andern Wort- und Vorstellungsinhalten von Fall zu Fall mannigfach wechseln, sondern dass auch **die verschiedenen Bestandtheile einer und derselben Wortvorstellung** in sehr verschiedener Festigkeit associirt sein können, abgesehen davon, dass die Lebendigkeit und Wirksamkeit dieser Bestandtheile je nach der individuellen Bewusstseinsanlage, nach den vorhandenen Bedingungen der Uebung und den concreten Ursachen der Vorstellungsbildung beträchtlich variiren. So gibt es Individuen, bei denen in der Complexion $L\ (a\ m)\ S\ (o\ m')\ B\ (v\ g)$ die Elemente o oder auch m, m' beim gewöhnlichen Sprechen gegenüber dem akustischen Worteindruck nur dunkel anklingen, andere, bei denen besonders m, und noch andere, bei denen selbst o fortwährend bemerkbar ist. Beim **Lesen** steht natürlich o im Vordergrund des Bewusstseins. Ihm sind aber die Glieder $a\ m$ so fest associirt, dass sie stets gleichzeitig mehr oder minder deutlich wahrzunehmen sind. Am

vollständigsten wohl sind alle Bestandtheile beim Nachschreiben gehörter Worte vertreten: *a* weckt hier ohne weiteres *m*, *m'* und *o*. Eben deshalb, weil sich in diesem Fall die eigentlichen Wortbestandtheile sämmtlich zum Bewusstsein drängen, geschieht es am leichtesten, dass die Bedeutungsinhalte *v g* ganz zurücktreten, gemäß der bekannten Erfahrung, wonach das Dictandoschreiben unter allen sprachlichen Leistungen am leichtesten, leichter noch als das Nachsprechen, zu einer gedankenlosen Beschäftigung wird. Weitere Bedingungen der verschiedenen Innigkeit der Association der Bedeutungselemente *v g* bietet, wie schon oben im Hinblick auf die Erscheinungen der partiellen Amnesie bemerkt wurde, der logische, bez. grammatische Werth der Wortvorstellungen, ein Einfluss, der sich darin äußert, dass bei den abstracten Wortgebilden der Vorstellungsbestandtheil *v* vollständig hinter den eigentlichen Wortelementen *a* und *o* verschwindet und nur das Gefühlselement *g* in dem später zu besprechenden »Begriffsgefühl« zurückbleibt, das sich nun aber fest mit den Wortbestandtheilen *L S* associirt[1].

Besonders bemerkenswerth sind endlich noch zwei mit dieser wechselnden Festigkeit der associativen Verknüpfungen einhergehende Erscheinungen, die zugleich zu der außerordentlich großen Mannigfaltigkeit, in der uns die functionellen Anlagen der Sprache in den einzelnen Fällen entgegentreten, vieles beitragen. Die erste dieser Erscheinungen besteht darin, dass die Festigkeit einer jeden der hier in Betracht kommenden Associationen nicht bloß von den mit einander verbundenen Elementen selbst, sondern auch von der Richtung ihrer Verbindung abhängt. Nur selten ist eine sprachliche Association zweiseitig von annähernd gleicher Stärke: der Hauptfall dieser Art ist wohl die Verbindung der beiden Bestandtheile des ersten Gliedes *L* der vollständigen Wortvorstellung, wo der akustische Eindruck *a* in der Regel ebenso zwingend die Tendenz zur Articulationsbewegung *m* wie diese die akustische Vorstellung wachruft. Eine analoge, wenn auch im ganzen etwas inconstantere Wechselwirkung dürfte zwischen der akustischen Wortvorstellung *a* und dem der Bedeutungsvorstellung anhaftenden Gefühlston *g* bestehen: ein gehörtes Wort erweckt zunächst ein Gefühl seiner Bedeutung, ehe noch diese selbst klar bewusst wird, eine Succession, die sich namentlich bei minder geläufigen oder ganz unbekannten Wörtern, bei denen es oft überhaupt nur zu einem solchen Begriffsgefühl kommt, geltend macht. Umgekehrt beobachtet man aber auch, dass in solchen Fällen, wo das zu einer bestimmten Vorstellung gehörige Wort augenblicklich nicht zu Gebote steht, beim »Besinnen« auf

[1] Vgl. hierzu die näheren psychologischen Ausführungen über die Associationsvorgänge in Abschn. V.

ein Wort, eine starke associative Wirkung von dem die Vorstellung begleitenden Gefühl ausgeht, so dass es offenbar zunächst die Association *g a*, nicht oder doch nur in viel geringerem Grade die andere *v a* ist, die das Gelingen des Erinnerungsactes vermittelt. In vollem Gegensatze zu diesen annähernd gleich starken associativen Wechselwirkungen stehen nun solche, bei denen entschieden eine Richtung vor der andern dominirt. Dahin gehört z. B. die Association zwischen *o* und *m*, wo die Richtung *o m* durchaus gegenüber *m o* vorherrscht: das Schriftbild weckt die Articulationsbewegung, diese aber nur in sehr geringem Grade das Schriftbild; oder die Association zwischen *m'* und *m*: die graphische Bewegung erweckt leicht die Articulationsempfindungen der Sprachorgane, diese aber meist nur unter besonderen Bedingungen die erstere, u. s. w.

Zu dieser Zweiseitigkeit der sprachlichen Associationen kommt dann als eine zweite complicirende Bedingung noch die fortwährende Veränderlichkeit in der Festigkeit nicht nur dieser Verbindungen überhaupt,

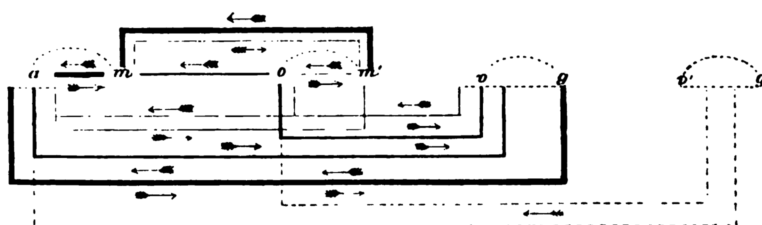


Fig. 104. Schema der Associationen einer vollständigen Wortvorstellung.

sondern insbesondere auch in dem Prävaliren der einen oder andern Richtung durch die Einflüsse der Uebung, wobei die letztere wieder am intensivsten dann eingreift, wenn irgend welche Veränderungen in der gewöhnlichen Stärke der einzelnen Vorstellungsbestandtheile eintreten, oder wenn bestimmte Associationen unwirksam werden. So fallen z. B. bei dem Taubstummen zunächst die Elemente *a m* ganz hinweg, und statt dessen bilden sich die andern *o m'* mit der zwischen ihnen bestehenden zweiseitigen Association aus, wobei *m'* zugleich in seiner ursprünglichen Bedeutung als mimische Bewegungscomponente hervortritt. Bei dem Taubstummen, der sprechen gelernt hat, tritt dann vollständig die Verbindung *o m* in ihrer ausgeprägt zweiseitigen Ausbildung an die Stelle der normalen Verbindung *a m*, u. s. w.

Denken wir uns hiernach die sämmtlichen Associationen zwischen den Elementen einer vollständigen Wortvorstellung durch Linien ausgedrückt, welche die die Elemente bezeichnenden Symbole *a*, *m*, *o*, *m'*, *v*, *g* verbinden, während wir die Richtungen der Associationen durch die bei-

gefügten Pfeile, die relative Festigkeit derselben durch die Dicke der Linien andeuten, so dürfte das in Fig. 104 dargestellte Schema dem regelmäßigen Verhalten der Associationen innerhalb einer vollständigen Wortvorstellung im allgemeinen entsprechen. Die Wirksamkeit anderer gleichzeitiger oder vorangegangener Wortvorstellungen ist hierbei durch die Symbole *v' g'* und die von ihnen ausgehenden punktirten Linien angedeutet[1]. Dabei ist nun aber dieses Schema kein stabiles, sondern es ist ein nach individuellen und zeitlichen Bedingungen wechselndes, ebenso wie die Associationen selbst wechselnde und insonderheit in hohem Grade von den vorangegangenen Associationen und sonstigen psychischen Bedingungen abhängige Vorgänge sind.

Von den so durch die functionelle Analyse der Wortvorstellungen gewonnenen Gesichtspunkten aus gewinnen nun naturgemäß auch die »Sprachcentren«, wie sie in Fig. 102 nach den pathologischen Beobachtungen über die bei Sprachstörungen beobachteten Läsionen gegen einander abgegrenzt sind, eine wesentlich andere Bedeutung, als sie ihnen in dem Localisations- und Leitungsschema der Fig. 103 gegeben wird. Denn es ist klar, dass es nur dann möglich wäre, den Bestandtheilen *a*, *m*, *o*, *m'* einer Wortvorstellung eine feste Beziehung zu bestimmten Hirngebieten anzuweisen, wenn die Associationen dieser Elemente als relativ stabile Verbindungen angesehen werden könnten. Dies ist aber in doppeltem Sinne nicht zutreffend. Erstens ist sowohl die Festigkeit wie die Richtung der Associationen durchaus von der individuellen Uebung abhängig; und zweitens lässt sich mindestens die Entstehung der die Glieder *o* und *m'* einschließenden Associationen überhaupt nur als das Product einer an bestimmte Culturbedingungen gebundenen, also spät eingetretenen Entwicklung denken, womit zugleich übereinstimmt, dass die hierher gehörigen Associationen besonders starken individuellen Schwankungen ausgesetzt sind. Die Veränderlichkeit der Leitungsbahnen führt aber nothwendig eine gewisse Veränderlichkeit der Centren selbst mit sich, auf die überdies von anderer Seite die Erscheinungen der Restitution der Functionen hinweisen. Der Ausdruck »Sprachcentrum« kann somit überhaupt nicht ein Centralorgan in jener diesem Wort gewöhnlich beigelegten Bedeutung bezeichnen, in welchem dieses einen bestimmten Functionskreis ausschließlich oder auch nur vorzugsweise beherrscht, sondern er kann nur die Bedeutung eines Functionsherdes besitzen, in welchem sich besonders wichtige Knotenpunkte solcher Leitungen befinden, deren Zusammenwirken für das betreffende Functionsgebiet unerlässlich ist. Die Bedeutung der Centren

[1] Ich entnehme dieses Schema dem Abschnitt meiner Völkerpsychologie über die psychische Structur der Wortvorstellungen. Zugleich verweise ich hinsichtlich der weiteren Erläuterungen des Schemas auf das genannte Werk.

wird demnach vielmehr darin gelegen sein, dass sie die Verknüpfungspunkte, als darin, dass sie die Ausgangspunkte der an einer bestimmten complexen Leistung betheiligten elementaren Vorgänge enthalten. Mit dieser Voraussetzung lässt sich dann die andere, auf welche die Uebungs- und die Restitutionswirkungen hinweisen, sehr wohl vereinigen, dass nicht die Centren, sondern dass in gewissem Sinne die Functionen das ursprüngliche sind. Die Functionen schaffen sich ihre Centren, und sie modificiren dieselben fortwährend nach den veränderlichen Bedingungen der Function selbst. Darum ist die Localisation der Functionen keine stabile, sondern eine labile, die Begrenzung der Functionsherde keine feste, sondern eine unter den functionellen Einflüssen, welche die Leitungsbedingungen und damit auch die Leitungswege modificiren, veränderliche. Dass gerade die functionelle Analyse des Gebiets, von dem die Lehre von den festen Localisationen in neuerer Zeit ausgegangen ist, der Sprachstörungen, unaufhaltsam die innere Unmöglichkeit dieser Localisationslehre ins Licht gestellt hat, ist eine begreifliche Folge der überaus complexen Natur der Sprachfunctionen, bei welcher sich die Vielseitigkeit und die Veränderlichkeit der psychophysischen Bedingungen besonders augenfällig bemerkbar macht. In Wahrheit verhält es sich aber bei den in der Regel noch heute als einfache centrale Projectionsflächen angesehenen »Sinnescentren« nicht anders. Auch sie sind insofern »Associationscentren«, als sie Knotenpunkte enthalten, in denen die Functionen eben dadurch centralisirt sind, dass in ihnen die verschiedenen bei ihnen zusammenwirkenden Theilfunctionen, Empfindungen, Bewegungen, Reflexe, Synergien der Empfindungen und der Bewegungen, mit einander verbunden werden, wobei zugleich diese Verbindungen einer fortwährenden Anpassung an die äußeren Bedingungen zugänglich sind.

c. Das Apperceptionscentrum.

Eine beim Menschen umfangreiche Region des Gehirns erscheint in Betreff der Symptome der Bewegung und Empfindung verhältnissmäßig indifferent gegen äußere Einwirkungen wie innere Veränderungen: es ist dies der nach vorn von der vorderen Grenze der motorischen Zone gelegene Abschnitt der Stirnlappen (Fig. 88, S. 203). Pathologische Beobachtungen bezeugen, dass Verletzungen dieser Gegend, die zuweilen selbst mit dem Verlust ansehnlicher Massen von Hirnsubstanz verbunden waren, ohne alle Störungen der Bewegungs- und Sinnesfunctionen verliefen[1]. Ebenso bestimmt lauten aber in der Regel die Angaben der

[1] Vgl. die von CHARCOT und PITRES (Revue mensuelle, Nov. 1877), FERRIER (Localisation der Hirnerkrankungen, S. 29) und DE BOYER (Études cliniques, p. 40 und 54) gesammelten Fälle, sowie BIANCHI, Brain, vol. 18, 1895, p. 497.

Beobachter dahin, dass sich bleibende Störungen der geistigen Fähigkeiten und Eigenschaften eingestellt hatten. In einem berühmt gewordenen amerikanischen Fall z. B. war eine spitzige Eisenstange von $1\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser in Folge der Explosion einer Sprengladung unten am linken Unterkieferwinkel eingedrungen und hatte oben nahe dem vorderen Ende der Pfeilnaht wieder den Schädel verlassen. Der Kranke, der noch $12\frac{1}{2}$ Jahre lebte, zeigte keine Störungen der willkürlichen Bewegung und Sinnesempfindung, aber sein Charakter und seine Fähigkeiten waren völlig verändert. »Während er in seinen intellectuellen Aeußerungen ein Kind ist«, heißt es in dem Gutachten seines Arztes, »hat er die thierischen Leidenschaften eines Mannes«[1]. In andern Fällen werden bald die Abnahme des Gedächtnisses, bald die Unfähigkeit, die Aufmerksamkeit zu fixiren, bald die gänzliche Willenlosigkeit als charakteristische Symptome hervorgehoben[2]. In Uebereinstimmung hiermit steht die Beobachtung, dass jene pathologischen Rückbildungen des Gehirns, welche die Herabsetzung der Intelligenz und des Willens im paralytischen Blödsinn begleiten, vorzugsweise die Stirnlappen treffen[3]; ebenso die Wahrnehmung, dass im allgemeinen in der Thierreihe die intellectuelle Entwicklung mit der Ausbildung des Vorderhirns gleichen Schritt hält[4]. Auch beim Menschen soll in vielen Fällen an hoch entwickelten Gehirnen besonders das Frontalhirn durch reichliche Bildung secundärer Furchen und Windungen sich auszeichnen[5]. Doch lässt sich in dieser Beziehung wohl kaum ein bestimmter Unterschied gegenüber andern Gehirntheilen, z. B. der Parietal- und Occipitalregion, nachweisen[6].

Auf Grund dieser Thatsachen ist von verschiedenen Forschern, wie MEYNERT, HITZIG, FERRIER, FLECHSIG u. A., die Vermuthung ausgesprochen worden, das Frontalhirn stehe in einer näheren Beziehung zu den Functionen der »Intelligenz«. Nun ist »Intelligenz« ein sehr complexer und unbestimmter Begriff. Wenn schon der Sehact und die verschiedenen an der Sprache betheiligten Functionen nur in einem sehr begrenzten Sinne an »Centren« gebunden sind, so kann natürlich noch viel weniger an eine Localisation der intellectuellen Functionen oder an ein specifisches

---

[1] Das Referat bei FERRIER a. a. O. S. 33 f.

[2] Vgl. DE BOYER p. 45, observ. IV, p. 55, observ. XXVII. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 491 ff., wo über einen dem obigen ähnlichen Fall aus der Züricher Klinik und über weitere analoge Beobachtungen von JASTROWITZ berichtet ist.

[3] MEYNERT, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie 1867, S. 166.

[4] FLATAU und JACOBSOHN, Handbuch der Anatomie und vergl. Anatomie des Centralnervensystems der Säugethiere, Bd. 1, S. 536 ff. MARCHAND, Die Morphologie des Stirnlappens. Arbeiten des pathol. Instituts zu Marburg, Bd. 2, 1893.

[5] H. WAGNER, a. a. O.

[6] Man vgl. z. B. die Zusammenstellung des Gehirnes von Gauss mit dem eines mäßig intelligenten Individuums, Fig. 100 und 101.

»Organ der Intelligenz« gedacht werden, sondern auch hier kann es sich höchstens um die Möglichkeit handeln, dass sich in der betreffenden Region der Großhirnrinde gewisse Knotenpunkte von Leitungen befinden, deren Ausschaltung Störungen von an sich zunächst elementarer Art herbeiführt, die sich dann in dem verwickelten Zusammenwirken der Functionen als jene Beeinträchtigungen der sogenannten »Intelligenz« und der zusammengesetzteren Gefühle äußern. Die reichlichen Verbindungen, in die gerade das Frontalhirn mit andern Hirntheilen durch Associationsfasern gesetzt ist, stehen in der That von anatomischer Seite der Annahme, dass sich hier solche für den Zusammenhang der centralen Functionsgebiete besonders wichtige Knotenpunkte befinden, nicht im Wege. Auch bildet die Bemerkung, dass gelegentlich Verletzungen des Frontalhirns ohne bleibende intellectuelle und moralische Schädigungen beobachtet worden seien[1], hier keinen entscheidenden Einwand, weil sich überhaupt local beschränkte Läsionen um so leichter durch stellvertretende Function anderer Theile ausgleichen, je vielseitiger die Verbindungen der Elemente sind, eine Bedingung, die wieder für die Gebiete der sogenannten »Associationscentren« im allgemeinen mehr als für die der directen Sinnes- und Bewegungscentren zutrifft. Gegenüber solchen negativen Befunden bei partiellen Verletzungen fällt daher entscheidend ins Gewicht, dass nach den Angaben der Gehirnpathologen »halbwegs ausgedehnte Zerstörungen in jener Gegend nie ohne die schwersten intellectuellen Defecte beobachtet worden sind«[2].

Sucht man nun die complexen Erscheinungen, die unter dem unbestimmten Sammelnamen der »Intelligenz« zusammengefasst werden, möglichst in solche elementare Vorgänge zu zerlegen, mit denen sich ein klarer und einfacher psychologischer Begriff verbinden lässt, der eventuell die Beziehung auf einen entsprechend einfachen physiologischen Correlatbegriff möglich macht, so ergibt sich als ein solcher Elementarbegriff die Apperception irgend eines psychischen Inhaltes, z. B. einer Empfindung, wenn wir hier unter Apperception in dem später (in Abschn. IV und V) näher auszuführenden Sinne jenen psychologischen Vorgang verstehen, der nach seiner objectiven Seite in dem Klarerwerden eines bestimmten Bewusstseinsinhaltes, nach seiner subjectiven in gewissen Gefühlen besteht, die wir mit Rücksicht auf irgend einen gegebenen Inhalt als den Zustand der »Aufmerksamkeit« zu bezeichnen pflegen. Nun lässt vor allem die objective Componente dieses zusammengesetzten Processes, das »Klarerwerden« eines Inhaltes, bestimmte physiologische

[1] ZIEHEN, Leitfaden der physiol. Psychologie[5], S. 195.
[2] VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 492.

Begleiterscheinungen vermuthen. Denn so gut z. B. das Stärker- oder Schwächerwerden einer Empfindung mit einer Zu- oder Abnahme physiologischer Erregungsvorgänge in gewissen Nervenelementen einhergeht, gerade so gut werden wir für die Veränderungen, die wir als das Klarer- oder Dunklerwerden von Empfindungen oder sonstigen Bewusstseinsinhalten bezeichnen, irgend welche physiologische Substrate voraussetzen dürfen. Auch erhellt ohne weiteres, dass diese Substrate sehr wohl in einfachen, den allgemeinen Principien der Nervenmechanik conformen Processen bestehen können, während es ein aussichtsloses Unternehmen sein würde, für den verwickelten Begriff der »Intelligenz« überhaupt irgend welche bestimmt begrenzte physische Substrate aufzusuchen.

Nun könnte man zunächst vermuthen, jener Elementarprocess der »Apperception«, der in seiner einfachsten Form als Klarerwerden einer Empfindung erscheint, bestehe physiologisch lediglich in einer Zunahme, das Dunklerwerden demnach in einer Abnahme einer die Empfindung begleitenden Nervenerregung. Dem steht aber entgegen, dass Klarerwerden der Empfindung und Zunahme ihrer Intensität, Dunklerwerden und Intensitätsabnahme wesentlich verschiedene Thatsachen sind, wie sich ohne weiteres darin zeigt, dass wir eine schwache Empfindung relativ klar und eine starke relativ dunkel appercipiren können. Auch bemerkt man leicht, dass sich bei dem Stärker- oder Schwächerwerden einer Empfindung ihre eigene Beschaffenheit ändert, während bei dem Klarer- oder Dunklerwerden in erster Linie eine Veränderung in dem Verhältniss zu andern Inhalten des Bewusstseins entsteht, indem jedesmal ein bestimmter Eindruck gegenüber andern Eindrücken, die im Vergleich mit ihm verdunkelt erscheinen, als der klarere aufgefasst wird. Diese Thatsachen legen es nahe, als Substrate des einfachen Vorgangs der Apperception Hemmungsvorgänge vorauszusetzen, die, indem sie andere begleitende Erregungen zurückdrängen, eben damit bestimmten, nicht gehemmten Erregungen einen Vorzug verschaffen. Die Annahme eines solchen Hemmungsvorganges macht daher begreiflich, dass die Apperception an sich nicht in einer Verstärkung der Empfindungsinhalte besteht; und wenn man die Hemmungswirkung in diesem Fall als eine solche voraussetzt, die sich nicht direct auf bestimmte in den Sinnescentren stattfindende Erregungen, sondern auf die Leitung dieser Erregungen zu den übergeordneten Centren bezieht, in denen die Verbindungen der Sinnesinhalte zu complexeren Producten zu stande kommen, so würde mit solchen Hemmungsvorgängen nicht minder die weitere Thatsache vereinbar sein, dass auch die durch die Hemmung verdunkelten Bewusstseinsinhalte in ihrer Intensität unverändert bleiben. Den Eintritt der Hemmung wird man sich aber, da er psychologisch im allgemeinen von bestimmten vorangegangenen und

gleichzeitigen Bewusstseinsinhalten abhängt, physiologisch nach Analogie der in niederen Nervencentren mannigfach stattfindenden Reflexhemmungen denken können. Nur werden freilich in diesem Fall die Hemmungswirkungen zwar ebenfalls durch bestimmte dem Centrum zugeleitete Erregungen ausgelöst, aber diese Auslösung steht zugleich unter dem Einfluss jener unabsehbaren Fülle von Bedingungen, die wir im allgemeinen bloß unter dem unbestimmten Ausdruck der durch Vorerlebnisse und gleichzeitige Einwirkungen gesetzen momentanen Anlage des Bewusstseins zusammenfassen können.

In Anbetracht des hypothetischen Charakters dieser Betrachtungen über die physiologischen Substrate der Apperception als des bei allen sogenannten »Intelligenzäußerungen« oder den höheren psychischen Functionen überhaupt unerlässlichen elementaren Vorgangs bleiben wir natürlich in diesem Fall noch in weit höherem Grade als bei den Ausführungen über die Functionen der Seh- und der Sprachcentren auf vorläufige Vermuthungen angewiesen, die sich fast ausschließlich auf die psychologische Analyse der Functionen stützen müssen, während uns von physiologischer Seite, abgesehen von der dürftigen Analogie der Reflexhemmung, nur die allgemeinen Gesichtspunkte der Nervenmechanik zu Gebote stehen. Immerhin mag es gestattet sein, wenigstens die allgemeine Möglichkeit einer physiologischen Deutung der in Rede stehenden complexen Erscheinungen mittelst einer schematischen Darstellung der obigen Annahme zu veranschaulichen (Fig. 105). Demnach setzen wir voraus, das Centralgebiet der Apperception *AC* stehe mit einem **doppelten** System von Leitungsbahnen in Verbindung, einem **centripetalen** (*s s'*, *h h'*), das ihm die Sinneserregungen aus den primären Sinnescentren zuleitet, und einem **centrifugalen** (*l a*, *g f* u. s. w.), das umgekehrt untergeordneten Centren die von *AC* ausgehenden **hemmenden** Impulse zuführt. Je nachdem solche Impulse an Sinnes- oder Muskelcentren übertragen werden, erfolgt dann entweder die Apperception von Empfindungen oder die Ausführung von Willensbewegungen, indem im ersten Fall andere Empfindungen, die durch äußere oder innere Reize entstehen, im zweiten

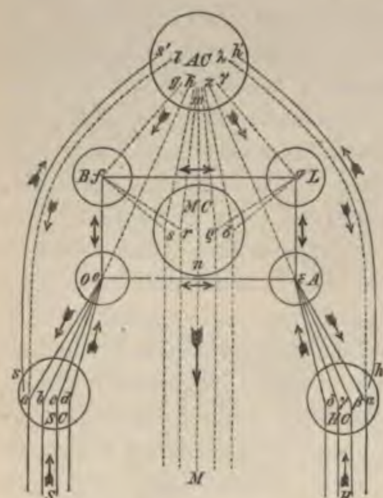


Fig. 105. Schema der hypothetischen Verbindungen des Apperceptionscentrums. *SC* Sehcentrum. *HC* Hörcentrum. *S* centrale Sehnervenfasern. *H* ebensolche Hörnervenfasern. *A*, *O* sensorische, *L*, *B* motorische Zwischencentren. *MC* directes motorisches Centrum. *M* motorische Centralfasern. *AC* Apperceptionscentrum. *s s'*, *h h'* centripetale Bahnen zu dem letzteren, *l a*, *g f* u. s. w. centrifugale Verbindungen desselben.

ebensolche motorische Impulse zurückgedrängt werden. Dass die hierbei vorausgesetzte Uebertragung eine gewisse Analogie mit dem Reflexvorgang, speciell mit den Reflexhemmungen darbietet, ist augenfällig. Dennoch entfernt sich die Art, wie die Apperception von den jeweils einwirkenden Sinneserregungen abhängt, weit von dem Schema des Reflexmechanismus. Während wir nämlich bei diesem die motorische Erregung oder Hemmung in zwingender Weise durch die Sinnesreize verursacht finden, lässt sich bei der Apperception und bei der Willensbewegung nur von einem regulirenden Einfluss der stattfindenden Erregungen reden, womit eben angedeutet wird, dass zahlreiche, unserer näheren Nachweisung entgehende Zwischenglieder auf das Endresultat den entscheidenden Einfluss ausüben. Die Natur dieser Zwischenglieder ist uns physiologisch vollkommen unbekannt. Wir können hier nur aus der psychologischen Erfahrung schließen, dass in Folge der generellen wie der individuellen Entwicklung in jedem Gehirn bestimmte Dispositionen entstehen, durch welche die den Acten der Apperception parallel gehenden Erregungsvorgänge bestimmt werden. Wenn wir die Apperceptionsacte auf ein besonderes physiologisches Substrat beziehen, so kann dies also nur in dem Sinne geschehen, dass das betreffende Centralgebiet in Verbindungen mit den übrigen Centraltheilen gedacht wird, vermöge deren die in ihm ausgelösten Erregungen von jenen Dispositionen abhängen. Die von dem Apperceptionsorgan *AC* ausgehenden centrifugalen Bahnen, in denen die hemmenden Erregungen geleitet werden, erstrecken sich hiernach allgemein in zwei Richtungen, in einer centrifugal-sensorischen und einer centrifugal-motorischen. In beiden Richtungen sind sie aber ebensowohl unmittelbar wie mittelbar, nämlich durch intermediäre Centren, die für gewisse complexe Functionen Knotenpunkte der Leitung darstellen, mit den directen Sinnescentren (*SC*, *HC*) und den motorischen Centren (*MC*) verbunden. Eine solche intermediäre Rolle kommt z. B. innerhalb der centrifugal-sensorischen Bahn gewissen sensorischen Zwischencentren (*O* und *A*), innerhalb der motorischen Bahn analogen motorischen Centren von complexer Beschaffenheit (*B* und *L*) zu, wobei übrigens der Begriff des »Centrums« selbstverständlich nur in dem oben bei den Seh- und Sprachcentren erörterten relativen Sinne zulässig ist, wonach diese Centren nicht als selbständige Erzeuger der ihnen gewöhnlich zugeschriebenen Functionen, sondern lediglich als nothwendige Zwischenglieder in dem Mechanismus der sprachlichen Associationen und Apperceptionen anzusehen sind. Die physiologische Bedeutung derselben wird man sich etwa veranschaulichen können, indem man sich denkt, dass, sobald verschiedene dem Gebiet der Sprache zugehörige Empfindungen in den eigentlichen Sinnescentren *SC*, *HC* entstehen, die entsprechenden Erregungen in den sensorischen Zwischencentren *O* und *A* zu einem einheitlichen Erregungsvorgang verbunden werden, worauf dann die appercipirende Hemmung sowohl diesen wie die in den Centren *SC* und *HC* stattfindenden primären Erregungen klarer machen oder verdunkeln kann. Den Vorgängen in *O* und *A* würde so die Bedeutung von Resultanten zugeschrieben werden, die der functionellen Zusammenfassung der associativ verbundenen Laut- und Schriftbilder entsprechen. Natürlich würden aber diese Resultanten wiederum nicht als Spuren anzusehen sein, die an gewissen Zellen unveränderlich festhaften, sondern als vergängliche Processe von sehr complexer, eine Fülle von Elementen umfassender Beschaffenheit, so gut wie die Reizungsvorgänge in den peripheren Sinnesorganen und andere Vorgänge in der

centralen Nervensubstanz, die alle eine Disposition zu ihrer Wiedererneuerung zurücklassen. Eine ähnliche Function wird den motorischen Zwischencentren B und L beizulegen sein, in welchen entweder ein Apperceptionsact (auf den Wegen $g\,f\,r\,s$, $\gamma\,\varphi\,\varrho\,\sigma$) eine bestimmte motorische Erregung, die den von SC und HC (durch $s\,s'$, $h\,h'$) oder von O und A (durch $e\,k$, $\varepsilon\,\varkappa$) zugeleiteten sensorischen Erregungen entspricht, vor andern zur Wirkung bringt, oder in denen eine unmittelbare Einwirkung der Schrift- und Wortbilder (auf den Wegen $c\,f$, $\varepsilon\,\varphi$) ohne Betheiligung des Apperceptionsorgans, also durch eine directe reflectorische Erregung, die entsprechenden motorischen Impulse auslöst. Diese werden dann in allen Fällen (auf den Wegen $f\,r\,s$, $\varphi\,\varrho\,\sigma$) den allgemeinen motorischen Centren MC zugeleitet, um von ihnen aus erst in die weitere Nervenleitung zu den Muskeln überzugehen.

In dem hypothetischen Schema der Fig. 105 sind die nach AC führenden Bahnen sowie alle Verbindungsbahnen zwischen untergeordneten Centren durch ausgezogene, die centrifugal aus AC führenden Bahnen durch unterbrochene Linien dargestellt; außerdem ist die Richtung der Leitung durch Pfeile angedeutet. Neben den directen motorischen Centren (MC) und neben den Hör- und Sehcentren (HC und SC), als den Hauptrepräsentanten der Sinnescentren, sind als Beispiele für complexere Centralgebiete die vier in Fig. 102 abgegrenzten »Sprachcentren« berücksichtigt worden. Nehmen wir nun an, es wirkten, zugeführt in dem Sehnerven S, eine Reihe von Eindrücken auf das Sehcentrum SC, so sind folgende Hauptfälle möglich: 1) Die Eindrücke werden nicht weitergeleitet: dann bleiben die Empfindungen im Zustande der bloßen Perception oder undeutlichen Wahrnehmung. 2) Ein einzelner Eindruck a wird durch die auf den Wegen $s\,s'$ $h\,h'$ ausgelöste und auf dem Wege $l\,a$ dem Centrum SC zugeleitete Hemmung der Eindrücke $b\,c\,d$ appercептiv gehoben: es findet Perception von $b\,c\,d$ und Apperception von a statt. 3) Neben der Apperception des Eindruckes a findet eine Leitung über O nach dem Centrum A statt, wo eine Resultante ausgelöst wird, die auf dem Wege $c\,\varepsilon\,\alpha$ in dem Hörcentrum HC die dem Gesichtsbild a entsprechende Wortvorstellung α hervorbringt. Gleichzeitig werden durch Hemmungen, die auf den Wegen $\varkappa\,\varepsilon$ und $\lambda\,\alpha$ in den Centren A und SC ausgelöst werden, die resultirende Wortvorstellung und der Laut appercipirt. 4) Mit den unter voriger Nummer besprochenen Vorgängen verbindet sich: a) eine Leitung der Resultanten von A über L nach MC (durch $\varepsilon\,\varphi$ und $\varphi\,\varrho\,\sigma$): unwillkürliches Aussprechen des eine appercipirte Vorstellung bezeichnenden Wortes; b) eine Leitung von AC über L nach MC (durch $\gamma\,\varphi$ und $\varphi\,\varrho\,\sigma$): absichtliches Aussprechen des betreffenden Wortes; c) eine Leitung von HC über A nach O und von hier aus wieder nach SC zu irgend welchen andern (in der Figur nicht dargestellten) Elementen: unwillkürliche Association der Wortvorstellung mit dem Schriftbild. 5) Ist der ursprüngliche Eindruck a das Schriftbild eines Wortes, so kann folgendes stattfinden: a) ebenfalls wieder unmittelbare Apperception durch eine Hemmung $l\,a$: Apperception eines unverstandenen Wortbildes; b) Leitung von SC nach O und apperceptive Hemmungen auf den Wegen $l\,a$ und $k\,c$: Apperception eines Wortes von bekannter Bedeutung; c) Leitung von SC nach O und von O über A nach HC nebst vierfacher apperceptiver Hemmung la, kc, $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$: Apperception einer optischen und der zugehörigen akustischen Wortvorstellung (der gewöhnliche Vorgang beim Lesen); u. s. w. Auch in diesem Schema sind übrigens selbstverständlich alle jene Momente

außer Betracht geblieben, die ihrer Natur nach in einem reinen Leitungsschema überhaupt keinen Platz finden können: so namentlich die in Fig. 104 speciell für die sprachlichen Functionen dargestellte Festigkeit und Richtung der Associationen, die fortwährend verändernd eingreifenden Einflüsse der Uebung und Stellvertretung, und endlich die, ebenso wie die letzteren, einer jeden schematisirenden Darstellung überhaupt unzugänglichen Einflüsse, welche psychologisch die Constellation des Bewusstseins, physiologisch der Gesammtzustand der nervösen Dispositionen auf die jeweils stattfindenden Associationen und Apperceptionen ausübt.

8. Allgemeine Principien der centralen Functionen.

a. Princip der Verbindung der Elemente.

Das Princip der Verbindung der Elemente lässt sich in anatomischem, in physiologischem und in psychologischem Sinne verstehen; und obgleich jede der so gewonnenen Formulirungen eine nach Inhalt und Bedeutung eigenartige ist, so stehen dieselben doch sehr wahrscheinlich in enger Beziehung zu einander.

Anatomisch ist das Nervensystem ein aus zahlreichen Elementen zusammengesetztes Ganzes, und jedes seiner morphologischen Elemente steht mit andern in näherer oder entfernterer Verbindung. Dabei kommt diese Beziehung schon in der Structur der wesentlichen Elemente, der Nervenzellen, dadurch zum Ausdruck, dass diese nicht nur im allgemeinen in ihren Fortsätzen solche Verbindungen vermitteln, sondern dass vielfach auch die Beschaffenheit der Fortsätze, der Dendriten und des Neuriten, die Richtungen andeutet, in denen die nächsten Verbindungen stattfinden. Auf dieses in den morphologischen Verhältnissen des centralen Nervensystems ausgesprochene Princip der Verbindung der Elemente hingewiesen zu haben, ist das Verdienst der Neuronentheorie, ein Verdienst, das ihr auch dann noch bleiben würde, wenn diese Theorie in ihrer gegenwärtigen Form keinen dauernden Bestand haben sollte.

Physiologisch hat das Princip der Verbindung der Elemente die Bedeutung, dass sich jede physiologische Leistung, die unserer Beobachtung und Analyse zugänglich ist, aus einer größeren Zahl elementarer Functionen zusammensetzt, auf deren Beschaffenheit wir günstigen Falls zurückschließen können, die wir aber niemals aus der gegebenen complexen Leistung vollständig zu isoliren vermögen. So ist namentlich der einer noch so beschränkten Sinnesempfindung oder Muskelcontraction zu Grunde liegende physiologische Vorgang ein complexer Process, an dem viele Elementartheile mit ihren Leistungen betheiligt sind, wie sich das ohne weiteres aus der physiologischen Analyse eines solchen Vorganges ergibt, mag nun diese Analyse direct auf Grund des Zusammenhangs der

Functionen selbst vorgenommen, oder mag sie aus den Verbindungen der an ihnen betheiligten Elemente erschlossen werden. Die obigen Erörterungen des Sehactes und der Sprachfunctionen bieten nach beiden Richtungen hin Belege für diese physiologische Bedeutung des Princips der elementaren Verbindungen.

Zu dem anatomischen und dem physiologischen kommt endlich drittens ein psychologischer Inhalt dieses Princips. Er besteht darin, dass die einfachsten psychischen Erfahrungsinhalte, die wir auf Grund der Analyse der Bewusstseinsthatsachen gewinnen können, immer noch als ihre physiologischen Substrate complexe Nervenprocesse voraussetzen, an denen zahlreiche Elementartheile mitwirken. In doppelter Weise macht sich diese complexe Natur der physischen Bedingungen elementarer psychischer Thatsachen geltend: erstens in der psychologischen Beobachtung selbst, insofern die psychischen Elemente, die einfachen Empfindungen oder einfachen Gefühle, immer erst Producte einer psychologischen Abstraction sind, weil sie in Wirklichkeit nur in Verbindungen vorkommen, z. B. eine einfache Farbenempfindung als farbiger Gegenstand im Raume u. s. w.; zweitens in der physiologischen Thatsache, dass sich kein noch so einfacher psychischer Vorgang denken lässt, zu dessen Entstehung nicht eine Menge functionell verbundener Elementartheile erforderlich wäre. So kommen bei der Erregung einer Licht-, einer Tonempfindung zu der Einwirkung auf die peripheren Gebilde stets noch die Vorgänge der Nervenleitung, ferner die Erregungen centraler Elemente in den Mittelhirngebieten, endlich bestimmte Vorgänge in den Rindencentren hinzu. Hat, wie dies in gewissen Fällen, z. B. bei den Erinnerungsbildern, stattfindet, die Sinneserregung einen centralen Ausgangspunkt, so werden umgekehrt theils coordinirte Centren theils periphere Gebiete mit in Anspruch genommen. Jeder noch so einfache, von seinen Verbindungen isolirt gedachte und darum psychologisch nicht weiter zerlegbare Bewusstseinsinhalt ist demnach physiologisch betrachtet immer noch ein verwickeltes Gebilde aus verschiedenen Nervenprocessen, die über zahlreiche Elementartheile verbreitet sind.

b. Princip der ursprünglichen Indifferenz der Functionen.

Durch das Princip der Verbindung der Elemente in seiner anatomischen und physiologischen Bedeutung wird unmittelbar die Annahme nahe gelegt, dass, wo immer die physiologischen Functionen der centralen Elemente eine specifische Bedeutung gewinnen, die sich etwa psychologisch in der eigenartigen Qualität einer Sinnesempfindung oder physiologisch in der Auslösung einer Muskelcontraction, in der Erzeugung eines secretorischen oder sonstigen chemischen Vorganges zu erkennen gibt, der

specifische Charakter einer solchen Leistung nicht in den Elementen selbst sondern in ihren Verbindungen begründet sei. Als die für die Entwicklung der specifischen Leistungen maßgebenden Verbindungen werden aber hierbei nicht sowohl die Verbindungen der nervösen Elemente unter einander, als vielmehr diejenigen mit den unmittelbar der specifischen Function dienenden Organen und Gewebselementen und mit den für diese bestimmenden äußeren Einwirkungen anzusehen sein. So kann insbesondere für die wegen ihrer psychologischen Bedeutung wichtigste dieser Functionen, die Sinnesempfindung, nicht die specifische Energie irgend welcher Nervenfasern oder Nervenzellen maßgebend sein, sondern die physische Einwirkung der Reize in den Sinnesorganen, an die sich bestimmte Veränderungen anschließen, welche die der Uebertragung der Reize auf die Sinnesnerven dienenden Sinneselemente erfahren. Dabei ist es übrigens gleichgültig, ob die letzteren selbst nervöser Natur sind, wie in der Riechschleimhaut und vielleicht in der Netzhaut des Auges, oder ob sie die Bedeutung bloßer epithelialer Anhangsgebilde des Nervensystems besitzen, wie beim Tast- und Gehörorgan. Ist die specifische Leistung der zu einem bestimmten Sinnesgebiet gehörigen nervösen Elemente eine gewordene, durch die Einwirkung der äußeren Lebensbedingungen erworbene, so ist aber damit zunächst die Voraussetzung einer ursprünglichen Indifferenz der Function von selbst gegeben, womit sich zugleich die weitere Annahme verbindet, dass diese Indifferenz überall da dauernd erhalten bleibt, wo nicht besondere Bedingungen specifische Abweichungen herbeiführen. In der That wird daher eine solche dauernde Indifferenz der Function vor allem für die centralen Elemente durch zwei Erscheinungen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht. Die erste besteht darin, dass die länger dauernde Function der peripheren Sinnesorgane unerlässlich ist, wenn die Empfindungen des zugehörigen Sinnesgebietes entstehen sollen: dem blind oder taub Geborenen und selbst dem in früher Lebenszeit Erblindeten oder Taubgewordenen fehlen die Licht- und Schallqualitäten der Empfindung, und sie fehlen hier augenscheinlich schon in einer Zeit, wo jene atrophische Degeneration der centralen Sinneselemente, die nach längerer Zeit der Aufhebung der Functionen nachfolgt, noch nicht eingetreten sein kann[1]. Die zweite Erscheinung besteht darin, dass die durch centrale Läsionen herbeigeführten Störungen der Functionen sich ausgleichen können, ohne dass die Läsionen selbst beseitigt worden sind, unter Bedingungen also, die zur Annahme einer Stellvertretung durch andere Elemente nöthigen. Darin liegt aber offenbar die Forderung, dass durch die Einwirkung der

[1] Vgl. oben S. 45 und unten Abschn. II, Cap. VIII.

Lebensbedingungen bestimmte Functionen neu in den Elementen entstehen können. Geschieht dies in solchen Fällen während des individuellen Lebens, so ist aber natürlich auch die weitere Annahme nicht zurückzuweisen, dass die Bedingungen für die hauptsächlichsten Differenzirungen der Functionen bereits während der generellen Entwicklung eintreten werden. Doch beweisen die angeführten Erscheinungen, dass es sich dabei immer nur um Anlagen handelt, wie sie eben schon in den Verbindungen der Elemente begründet sind, dass aber zu einer Ausbildung specifischer Functionen die wirkliche Ausführung der letzteren erfordert wird, weshalb jene ganz und gar der innerhalb der individuellen Entwicklung stattfindenden unmittelbaren Einwirkung der Lebensreize zufallen muss. Eben darum wird aber eine solche Abhängigkeit der nervösen Elementarvorgänge von den äußeren Einwirkungen in erster Linie in den in näherer Berührung mit den Sinnesreizen stehenden, also peripher gelagerten nervösen Elementen vorauszusetzen sein, während sie in den centraleren, in deren Gebiet ja auch Stellvertretungen und Wechsel der Function eine größere Rolle spielen, viel unwahrscheinlicher ist. Da die unmittelbaren Bewusstseinsinhalte stets in jenen elementaren Qualitäten zum Ausdruck kommen, die in der unmittelbaren Berührung mit den peripheren Functionen entstehen, so spricht demnach alles dafür, dass die Leistungen der höheren centralen Elemente lediglich in den Wirkungen bestehen, welche diese Elemente durch die Verbindungen und eventuell durch die Hemmungen der ihnen zugeführten Erregungen hervorbringen.

Das Princip der Indifferenz der elementaren Functionen lässt hiernach wiederum eine anatomische, eine physiologische und eine psychologische Begründung zu. Anatomisch stützt es sich auf die wesentliche morphologische Gleichartigkeit der Elemente des Nervensystems. So verschieden in der That an Form und Ausdehnung gelegentlich die Neuronen erscheinen können, so bieten sie doch keine anderen Differenzen der Structur als höchstens solche, die auf eine verschiedene Leitungsrichtung hinweisen, und auch diese ist, wie es scheint, nur bei den weiter differenzirten Nervenzellen zu finden (S. 35 f.). Physiologisch spricht sich sodann die Indifferenz der Function in der gleichartigen Natur der Kräfte aus, die in den nervösen Elementen ihren Sitz haben. Jene einander ergänzenden Energieformen, die wir nach ihren mechanischen Effecten als Erregung und Hemmung, als positive und negative Moleculararbeit bezeichneten (Cap. III, S. 52, 74), sie erscheinen überall als die einfachen Substrate der Functionen; und wenn es auch zunächst die Wirkungen der mechanischen Anhangsgebilde des Nervensystems, der Muskeln, sind, die hier für die Ausbildung der Grundbegriffe der physiologischen Mechanik des Nervensystems maßgebend waren, so haben wir doch, da diese

peripheren Wirkungen immer nur in ihrer symptomatischen Bedeutung in Betracht kamen, allen Grund, auch abgesehen von dieser durch besondere äußere Bedingungen bestimmten Ausdrucksweise, eine wesentliche Gleichartigkeit der nervösen Processe vorauszusetzen. Psychologisch endlich liegt die Hauptstütze unseres Princips darin, dass sich die specifischen Unterschiede der sinnlichen Bewusstseinsinhalte, soweit sie elementarer Natur sind, überall in Empfindungs- und Gefühlsqualitäten auflösen, die von den Functionen peripherer Elemente abhängen. Insoweit das centrale Nervensystem an den höheren psychischen Vorgängen betheiligt ist, kann es sich daher auch nicht in der Erzeugung neuer specifischer Qualitäten, sondern nur in den unendlich vielgestaltigen Wechselbeziehungen jener sinnlichen Elemente unseres Seelenlebens bethätigen.

c. Princip der Uebung und Anpassung.

»Uebung« besteht ihrem geläufigen Begriff nach in der Vervollkommnung einer Function durch wiederholte Ausführung derselben. Das Princip der Uebung besteht daher mit Bezug auf die Functionen des Nervensystems darin, dass sich jedes centrale Element sowohl für sich selbst wie in seinem besonderen, durch die Lebensverhältnisse gesetzten Zusammenwirken mit anderen Elementen zu einer bestimmten Function oder zur Betheiligung an einer solchen um so mehr eignet, je häufiger es durch äußere Bedingungen zu derselben veranlasst wird. Als das Elementarphänomen der Uebung haben wir die Zunahme der Erregbarkeit durch die Reizung kennen gelernt (S. 69). Da dieses Elementarphänomen allen Elementen des Nervensystems zukommt, indem es sich sogar noch an den isolirten Nerven nachweisen lässt, in länger dauernden Nachwirkungen aber vor allem bei den zusammenhängenden Neuronen und Neuronenketten erkennbar wird, so haben wir alle Ursache, in demselben die Grundlage für die großen Veränderungen zu erblicken, welche die Nervenapparate selbst und ihre Anhangsorgane fortwährend durch die Function erfahren, Veränderungen, die, namentlich wenn man sie auf die generelle Entwicklung ausdehnt, die Organe selbst zu einem wesentlichen Theil als die Producte ihrer Functionen erscheinen lassen. Als die Kehrseite der Uebungsvorgänge bietet sich dagegen jene Abnahme und schließliche Aufhebung der Functionen, die, als Wirkungen des Functionsmangels, zugleich mit der Degeneration und Verödung der morphologischen Substrate derselben verbunden sind (S. 45).

Sobald sich der Uebungsvorgang nicht darauf beschränkt, die Größe einer Function quantitativ zu steigern, sondern sobald er neue Combinationen elementarer Vorgänge herbeiführt, durch welche der qualitative Werth einer complexen Function verändert und, dem allgemeinen

Charakter der Uebung gemäß, günstiger für die vorhandenen Bedingungen gestaltet wird, so bezeichnet man einen solchen Uebungsvorgang als Anpassung. Die Anpassung kann demnach nie etwas anderes sein als ein Resultat elementarer Uebungsvorgänge. Zugleich ist sie aber ein complexerer Vorgang, indem ihr wesentlicher Charakter in einer Mehrheit von Einübungen besteht, die einen bestimmten zweckmäßigen Gesammterfolg herbeiführen. Dabei bringt es dann zugleich dieser complexe Charakter mit sich, dass sich mit der gesteigerten Einübung in einer bestimmten Richtung eine Verminderung derselben in einer andern verbinden kann, oder dass gewisse Elemente an Uebung gewinnen und daneben gleichzeitig andere an Uebung verlieren. Auf diese Weise können durch veränderte Lebensbedingungen bestimmte Nervenbahnen gangbarer gemacht werden, indess andere sich schließen. Derselbe Functionswechsel, wie er bei dieser Schließung und Bahnung von Leitungswegen vorkommt, kann aber auch ganze Gebiete von Nervenzellen betreffen. Für die nervösen Functionen sind so diejenigen Anpassungen von besonderer Bedeutung, bei denen neu eingeübte Elemente für andere eintreten, die durch irgend welche äußere oder innere Bedingungen ihre Leistung eingestellt haben. Die so sich ergebenden Erscheinungen fassen wir wegen ihrer großen Wichtigkeit für die centralen Vorgänge unter dem besonderen Princip der »Stellvertretung« zusammen.

d. Princip der Stellvertretung.

Die Stellvertretung ist im Gebiet der centralen wie anderer physiologischer Functionen überall nur ein Specialfall der Uebung und Anpassung: sie ist insofern ein extremer Specialfall, als sie sich hierbei auf Functionen erstreckt, zu denen die betreffenden Elemente zwar natürlich die erforderlichen Anlagen in sich tragen mussten, die sie aber direct bis dahin nicht ausgeübt haben. Eine solche Einübung auf stellvertretende Function kann nun, wie die vorangegangenen Betrachtungen gezeigt haben, in einer doppelten Weise vorkommen: erstens indem Elemente und Elementencomplexe, die bis dahin nur einen Theil einer zusammengesetzten Function erfüllten, in Folge des Wegfalls anderer, einem ergänzenden Functionsbestandtheil zugeordneter Elemente, für das Ganze dieser Function eintreten; und zweitens indem centrale Elemente in Folge der Functionsunfähigkeit anderer, ihnen irgendwie räumlich zugeordneter, für Functionen eintreten, an denen sie bis dahin überhaupt nicht betheiligt waren. Den ersten dieser Fälle können wir danach als Stellvertretung durch Ausdehnung des Functionsgebiets, den zweiten als Stellvertretung durch Neuerwerb von Functionen bezeichnen. Die erste Form beruht auf der ursprünglichen functionellen Zusammen-

gehörigkeit nervöser Gebiete, die räumlich weit von einander entfernt sein können; die zweite Form beruht umgekehrt auf dem räumlichen Zusammenhang von Elementen, zwischen denen eine ursprüngliche functionelle Beziehung nicht nachzuweisen ist. Dabei kann übrigens dieser räumliche Zusammenhang entweder in der unmittelbaren Nachbarschaft auf der gleichen Seite liegender Neuronen, oder er kann in der Verbindung entfernterer Gebiete durch Associationsfasern bestehen: im letzteren Fall sind es wohl namentlich die symmetrisch gelegenen Rindengebiete der beiden Großhirnhemisphären, die durch die zwischen den beiden Hirnhälften verlaufenden Associationssysteme solche Stellvertretungen zulassen. Dies ist z. B., wie oben (S. 237) bemerkt, bei den in der Regel einseitig ausgebildeten Functionsgebieten der Sprachcentren wahrscheinlich.

Die erste der zwei genannten Formen der Stellvertretung, die durch Ausdehnung der Function, manifestirt sich im allgemeinen als eine allmählich eintretende Compensation solcher Störungen, die in Folge der partiellen Schädigung eines größeren Functionsgebietes eingetreten sind, durch die gesteigerte Function anderer, schon ursprünglich an der gleichen Gesammtfunction betheiligter Gebiete. Solche Compensationen können von übergeordneten Centren ausgehen, die unter Umständen die durch die Läsionen der untergeordneten bewirkten Störungen nahezu vollständig ausgleichen; oder sie können auch umgekehrt untergeordneten Centren zufallen, die, wenn die Leistungen der höheren hinwegbleiben, bis zu einem gewissen Grade, wenn auch wohl niemals vollständig, den eingetretenen Mangel decken. Beispiele der ersten, durch die stellvertretende Function übergeordneter Centren erfolgenden Compensation bietet die nicht selten zu beobachtende allmähliche Ausgleichung der bei Kleinhirnverletzungen, bei Läsionen des Zwischen- und Mittelhirngebietes erfolgenden Störungen. Ein Beispiel der zweiten Art ist der theilweise Ersatz solcher Functionen, die normaler Weise an die Mitwirkung gewisser Rindencentren gebunden sind, durch eine gesteigerte compensirende Leistung der Zwischen- und Mittelhirncentren, wie eine solche besonders bei den ihrer Großhirnhemisphären beraubten Thieren zu beobachten ist (S. 260 ff.). Für beide Formen der Stellvertretung ist neben dem Princip der Uebung und Anpassung auch das der Verbindung der Elemente von entscheidender Bedeutung. Alle diese Compensationen würden nicht zu stande kommen können, wenn sich nicht stets die centrale Function in eine Anzahl von Theilfunctionen gliederte, bei deren jeder bereits die sämmtlichen Factoren zusammenwirken, die für die ganze Function erforderlich sind, so dass dadurch ebenso das höhere Centralgebiet die für die Leistungen des niedrigeren, wie dieses die für die des höheren erforderlichen Grundbestandtheile enthält. So wiederholen sich allem Anscheine nach in der

Sehrinde auf einer höheren, complexeren Stufe die dem Mittelhirngebiet des Sehcentrums eigenthümlichen Beziehungen sensorischer und motorischer Leitungsverbindungen. (Vgl. Fig. 78, S. 184.) Eben deshalb können dann aber auch von der Sehrinde aus die hier gesetzten Störungen, und können umgekehrt sogar in einem gewissen Grade die Defecte der Sehrinde durch die Mittelhirncentren ausgeglichen werden. Doch sind solche Ausgleichungen im allgemeinen für die einfachen Functionen um so weniger möglich, je näher der Peripherie die Läsionen eintreten; und sie erfolgen für die complexen Functionen um so unvollständiger, ein je höheres Functionscentrum zerstört ist. Die Unterbrechung der sensibeln Nervenleitungen im Rückenmark und in den peripheren Nerven ist überhaupt keiner Compensation durch Stellvertretung zugänglich. Anderseits können aber auch die Störungen der Sinneswahrnehmung und ihrer associativen Verbindungen, die durch die Zerstörungen der Rindengebiete bewirkt werden, durch die Einübung der niederen Centren immer nur unvollständig ausgeglichen werden.

Wesentlich anders verhalten sich diejenigen Formen der Stellvertretung, die in dem directen oder durch Associationsfasern vermittelten räumlichen Zusammenhang der Elemente ihre Grundlage haben. Da hier die neu eingeübten Theile anscheinend ganz neue Functionen erwerben, so liegt die Annahme nahe, es handle sich dabei um Gebiete, die, ehe sie die Stellvertretung übernahmen, überhaupt functionslos gewesen seien. In der That hat man diese Annahme, meist in Verbindung mit Hypothesen über die complexe Function der Elemente selbst, vielfach für eine selbstverständliche gehalten und danach namentlich die Großhirnrinde als ein Functionsgebiet betrachtet, welches eine große Zahl von Reserveelementen in sich berge, die, an und für sich functionslos, bloß zur Stellvertretung für etwa defect gewordene Elemente bestimmt seien. Aber dieser Annahme steht, abgesehen von den bedenklichen teleologischen Nebenvorstellungen, die dem Begriff der functionellen Reserveelemente anhaften, vor allem die Thatsache im Wege, dass functionslose Elemente stets allmählich degeneriren und atrophiren (S. 45, Fig. 22). Wären also z. B. die »Sprachcentren« der rechten Hirnhälfte überhaupt functionslos, so würde nicht zu begreifen sein, warum sie nicht schon im Laufe eines langen individuellen Lebens und noch mehr im Laufe vieler Generationen gänzlich zu Grunde gegangen sind. Diese Schwierigkeit dürfte schwinden, wenn man an der durch das Princip der Verbindung der Elemente geforderten Voraussetzung festhält, dass überhaupt zu einer complexen Function ein verwickeltes Zusammenwirken centraler Elemente und ihrer leitenden Verbindungen erfordert wird. Dann bietet sich aber von selbst statt der obigen eine zweite Annahme als die weitaus wahr-

scheinlichere: die Annahme nämlich, dass den neu einzuübenden Elementen auch hier eine gewisse, nur verhältnissmäßig zurücktretende Mitwirkung bei der normalen Function zukam, und dass demnach die Stellvertretung wieder nur einer Steigerung der Leistungen in der den Elementen schon normaler Weise zukommenden Richtung besteht. Der Eintritt der Aphasie nach Zerstörung der Sprachcentren der linken Seite würde dann nicht so zu deuten sein, dass die Sprachfunctionen überhaupt nur auf dieser linken Seite ihren Sitz hätten, oder dass etwa gar, wie man vom Standpunkt der Hypothese der Wortlocalisation aus gemeint hat, auf der rechten Seite nur gewisse untergeordnete Wortformen, z. B. die Interjectionen, localisirt seien. Vielmehr würde anzunehmen sein, dass in dem überaus verwickelten Zusammenwirken von Neuronengebieten, das bei einer so complexen Function wie der Sprache erfordert wird, weite Gebiete beider Hirnhälften betheiligt, dass aber allerdings die Gebiete der linken Hirnhälfte normaler Weise die geübteren sind, nach deren Zerstörung daher besonders augenfällige Defecte zurückbleiben. Die größere Einübung der äußeren Bewegungsorgane der rechten im Verhältniss zu denen der linken Körperseite liefert, wie sie genetisch mit jener ungleichen Ausbildung der Sprachcentren wahrscheinlich zusammenhängt, so auch thatsächlich wohl die zutreffendste Analogie für diese Functionsübung selbst: die Organe der einen Körperseite sind die geübteren, aber sie sind nicht die allein thätigen, und eben deshalb ist eine Stellvertretung durch neue Einübungen möglich.

e. Princip der relativen Localisation.

Dass die centralen Functionen in gewissem Sinne nicht anders wie die der peripheren Organe räumlich gesondert sind, ist unzweifelhaft. Ebenso macht sich aber auf der andern Seite, im Gegensatze zu den peripheren Organen, das Centralorgan, wie dieser Name es andeutet, als eine Centralisirung und dadurch zugleich als eine Verbindung der Functionen geltend, die eine absolute, jede einzelne Leistung in feste Grenzen einschließende Function von vornherein unmöglich macht, wie sich denn auch eine solche in der Beobachtung nicht bestätigt. In doppeltem Sinne wird nun bei den Centren des Nervensystems das in den peripheren Organen in Folge der an die äußeren Functionen gebundenen Structurunterschiede strenger festgehaltene Princip der Arbeitstheilung und der mit dieser zusammenhängenden Localisation der Functionen durchbrochen: erstens, indem sich jede centrale Function, und das um so mehr, einer je höheren Stufe sie in der Reihenfolge der Leistungen angehört, in eine Anzahl von Unter- und Hülfsfunctionen gliedert, die an und für sich größere und zum Theil sogar weit auseinanderliegende Gebiete des

centralen Nervensystems umfassen; und zweitens, indem die Vorgänge der Uebung, Anpassung und Stellvertretung eine Abhängigkeit auch der räumlichen Centralisation einer Function von der Ausübung derselben und von den Bedingungen, unter denen diese Ausübung steht, anzeigen, die mit einer festen räumlichen Begrenzung unvereinbar ist. So ist z. B. das Sehcentrum keineswegs auf das als »Sehrinde« bezeichnete Gebiet des Occipitalhirns zu beschränken, sondern die Knotenpunkte der Sehleitung in den niederen Nervencentren haben um so mehr einen Mitanspruch auf diesen Namen, als sie nicht bloß bei den normalen Functionen des Sehens fortwährend mitbetheiligt sind, sondern sogar bis zu einem gewissen Grade aushelfend für die Functionen des höheren Gebietes eintreten können. Insofern nun aber das Princip der Stellvertretung ebenso wie das der Uebung und Anpassung eine Abhängigkeit von äußeren und inneren Bedingungen in sich schließt, die einen Wechsel der elementaren Functionen innerhalb einer gewissen Breite gestatten, kann überhaupt die Localisation der centralen Functionen nur als eine relative, d. h. eben von den jeweiligen Functionsbedingungen abhängige und mit ihnen wechselnde angesehen werden. Hierdurch steht dieses Princip zugleich in engster Beziehung zu dem der Verbindung der Elemente und dem der Indifferenz der Function. Denn ohne die für jede, auch die einfachste Leistung erforderliche Verbindung der Elemente würde eine nach den Bedingungen wechselnde Verschiebung der Functionsgrenzen unmöglich sein; und nicht minder setzt eine solche Veränderung eine ursprüngliche und bei vielen centralen Elementen eine dauernde Indifferenz der Function voraus. So schließen sich in dem Princip der relativen Localisation noch einmal alle vorangegangenen Principien als dessen nothwendige Voraussetzungen zusammen, wogegen dieselben mit einer absoluten Localisation der centralen Functionen, wie sie häufig angenommen wurde, durchgängig im Widerspruche stehen.

Die oben entwickelten fünf Principien haben sich in der Entwicklung der Lehre von den centralen Functionen nur sehr langsam Bahn zu brechen vermocht; und vielfach ist es denselben noch heute nicht gelungen, sich gegen abweichende Anschauungen durchzusetzen. Die Hindernisse, die ihnen in der wissenschaftlichen Ueberlieferung entgegenstanden und die ihnen namentlich innerhalb der anatomischen und physiologischen Forschung zum Theil noch immer entgegenstehen, finden darin ihren deutlichsten Ausdruck, dass jedes der genannten Principien eine seinem Inhalte nach diametral entgegengesetzte Auffassung beseitigen musste, ehe es selbst zur Annahme gelangen konnte. Auf diese Weise sind es wesentlich fünf dogmatische Vorurtheile gewesen, in deren allmählicher, Schritt für Schritt durch die Thatsachen erzwungener Widerlegung sich die Entwicklung der neueren Nervenphysiologie vollzieht. So wird 1) im Gegensatze zum Princip der Verbindung der Elemente von vielen

Physiologen noch heute die Annahme einer Autonomie der Elemente bevorzugt. Demnach setzt man voraus, dass den psychischen Bewusstseinsinhalten, selbst den einfachsten, nicht complexe Functionen entsprechen, an denen zahlreiche physiologische Elemente betheiligt sind, sondern dass umgekehrt die physiologischen Elemente, die Nervenzellen, sehr complexe psychische Functionen verrichten könnten: so soll eine einzelne Nervenzelle je nach Umständen Trägerin einer Empfindung oder auch einer zusammengesetzten Vorstellung, eines Begriffs sein. Wie ernsthaft diese Hypothese gemeint ist, erhellt daraus, dass man sich bemüht hat, nach der Zahl der Zellen in der Großhirnrinde die Anzahl der Vorstellungen abzuschätzen, die äußersten Falls ein individuelles Bewusstsein zu beherbergen vermöge[1]. Wenn nun auch die Bedeutung dieser Hypothese zuweilen dahin ermäßigt wurde, dass man sie lediglich als eine provisorische bezeichnete, so entbehrt sie doch selbst in dieser Form der Berechtigung. Denn eine provisorische Hypothese ist so lange nützlich, als sie die bekannten Thatsachen in einen Ausdruck zusammenfasst, der die weitere Untersuchung fördern kann. Wenn aber eine Hypothese einen Weg zeigt, der unzweifelhaft in einer der Wahrheit diametral entgegengesetzten Richtung liegt, so verwandelt sie sich in ein schädliches Vorurtheil.

Im Gegensatze zum Princip der Indifferenz der Function gilt sodann meist heute noch 2) das sogenannte Gesetz der specifischen Energie als eine besonders werthvolle Errungenschaft der neueren Nerven- und Sinnesphysiologie. Doch ist es beachtenswerth, dass sich dieser Satz insofern in einem allmählichen Rückzuge befindet, als er von denjenigen Elementen, bei denen er sich durch die tiefer eindringende Untersuchung als unhaltbar erwiesen hatte, allmählich auf solche zurückzog, deren functionelle Eigenschaften noch weniger erforscht sind, um dann endlich bei denjenigen stehen zu bleiben, bei denen wirkliche charakteristische Unterschiede von Bau und Function die Annahme einer Besonderheit der Leistung rechtfertigen. Zuerst wurde nämlich den Nervenfasern eine specifische Function zugeschrieben; dann, als man sich daran gewöhnt hatte, die Nerven als relativ indifferente Leiter der nervösen Vorgänge anzusehen, wurden die Nervenzellen als Träger der specifischen Functionen auserwählt. Heute, wo sich der gleichartige Charakter auch dieser centralen Elemente mehr und mehr der Untersuchung aufdrängt, lässt sich mit Sicherheit voraussagen, dass die peripheren Sinneselemente die letzte Station sein werden, bei der diese Verschiebung schließlich anlangt und mit einer gewissen relativen Berechtigung stehen bleiben kann, während die centralen Elemente nur indirect, insoweit nämlich die Einflüsse der Uebung und Anpassung hier eine Rolle spielen, in Betracht kommen[2].

Mehr als das Gesetz der specifischen Energie sind gegenwärtig diejenigen beiden Dogmen im Rückzug begriffen, die dem Princip der Uebung und Anpassung sowie dem der Stellvertretung als ihre Contraste gegenüberstehen, nämlich 3) die Annahme der Ursprünglichkeit und 4) die der Unveränderlichkeit der functionellen Eigenschaften. Beide besitzen in der Nervenphysiologie nur noch insofern eine fortwirkende Kraft, als sie eigentlich

[1] Meynert, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie, Bd. 1, 1867, S. 80. H. Munk, Ueber die Functionen der Großhirnrinde, Einleitung, S. 9.

[2] Ueber die Einschränkungen, die dem sogenannten Gesetz der Energie bei seiner Anwendung auf die peripheren Sinneselemente beizufügen sind, vgl. übrigens Abschn. II, Cap. VIII.

logische Consequenzen aus dem strenge durchgeführten Gesetz der specifischen Energie sind. Da man aber doch nicht umhin kann, den zahlreichen Thatsachen, die auf die Einflüsse der Uebung, Anpassung und Stellvertretung hinweisen, ihr Recht zuzugestehen, so ergibt sich hieraus um so mehr ein zwiespältiger und darum innerlich unhaltbarer Zustand. Dieser stellt sich dann nicht minder 5) bei der im Gegensatze zu dem Princip einer bloß relativen Localisation immer noch festgehaltenen Annahme einer absoluten Localisation ein. In der Verbindung dieser Annahme mit der einer specifischen Energie und der einer mehr oder minder complexen Natur der Function der Elemente besteht seinem logischen Grundcharakter nach das Lehrgebäude der Phrenologie. In der immer und immer wieder hervortretenden Tendenz, die Phrenologie in irgendwie modificirter, den Anschauungen der heutigen Anatomie, Physiologie und Psychologie angepasster Form zu erneuern, äußert sich daher ebenso sehr das große Beharrungsvermögen jener Dogmen, wie der innere Zusammenhang derselben. In der That, mit der specifischen Energie ist die Ursprünglichkeit, die Constanz, die complexe Natur und die absolute Localisation der elementaren Functionen von selbst gegeben; und umgekehrt werden alle diese Annahmen hinfällig, sobald man der Uebung und Anpassung ihre Rechte einräumt und demzufolge auch die Möglichkeit einer Stellvertretung in gewissen Grenzen zugibt, woraus dann schließlich die bloß relative Localisation der Functionen und rücksichtlich der Elemente die ursprüngliche Indifferenz, die für die große Mehrzahl der centralen Elemente wahrscheinlich zugleich eine bleibende ist, folgt. So bilden die fünf erörterten Principien ebenso ein zusammengehöriges Ganzes, wie dies die ihnen gegenüberstehenden Dogmen der älteren Nervenphysiologie thun. Theils in dieser Zusammengehörigkeit, in der eine Voraussetzung die andere stützte, theils in dem einfacheren Charakter der überlieferten Lehrsätze gegenüber den größeren Anforderungen, welche die neue Anschauung an die physiologische und psychologische Analyse der Erscheinungen stellt, wird man wohl, neben der natürlichen Erhaltungstendenz eingewöhnter Vorurtheile, die zureichenden Gründe für die Hindernisse sehen dürfen, mit denen eine dem allgemeinen Stand unserer physiologischen und psychologischen Kenntnisse entsprechende Auffassung der centralen Functionen noch heute zu kämpfen hat. Anzunehmen, mit der Existenz eines centralen Elementes sei der specifische Inhalt einer Empfindung von selbst gegeben, oder mit der »Projection« des Netzhautbildes auf eine centrale Sinnesfläche sei der Sehact vollendet, oder das »Wortgedächtniss«, die »Intelligenz« u. s. w. seien so, wie sie in der populären Psychologie als ungetheilte Begriffe figuriren, auch in fest abgegrenzten Hirnregionen localisirt, — alles dies anzunehmen, ist natürlich sehr viel einfacher, als die Consequenzen zu ziehen, die sich aus den oben aufgestellten Principien ergeben. Aber, abgesehen davon, dass jene Vorstellungen den Thatsachen widerstreiten, sind sie schon deshalb unmöglich, weil sie auf einer gänzlich unhaltbaren Psychologie, auf unzulänglichen physiologischen Begriffen und im Grunde selbst auf einer antiquirten Auffassung vom Bau des Nervensystems beruhen. Darum, wenn die Anatomen gegenwärtig noch immer zu den eifrigsten Verfechtern phrenologischer Ansichten gehören, so haben sie diesen Fehler selbst schon im voraus gesühnt, dadurch, dass sie die wichtigsten Bausteine zur Begründung einer geläuterten Erkenntniss der centralen Functionen zusammentrugen.

Zweiter Abschnitt.

Von den Elementen des Seelenlebens.

Siebentes Capitel.

Grundformen psychischer Elemente.

1. Begriff des psychischen Elementes.

a. Veränderlichkeit und Zusammensetzung der psychischen Erlebnisse.

Der nächste Eindruck, den unsere seelischen Erlebnisse bei ihrer unmittelbaren Wahrnehmung auf uns hervorbringen, ist der eines unaufhörlichen, nirgends der Beobachtung stille haltenden Geschehens, das zugleich in jedem Augenblick von überaus zusammengesetzter Beschaffenheit ist. Diese Eigenschaften drängen sich um so lebhafter auf, je mehr wir uns bemühen, irgend ein einzelnes Erlebniss entweder in der ihm in einem gegebenen Moment zukommenden Beschaffenheit festzuhalten, oder es aus seinen Verbindungen zu isoliren. Im ersten Fall überzeugen wir uns leicht, dass, wo sich irgend einmal ein Inhalt des Bewusstseins auf den ersten Anschein als ein relativ dauernder darbieten sollte, dies nur darauf beruht, dass wir leisere Veränderungen oder selbst einen raschen Wechsel mit andern Inhalten übersehen haben. Im zweiten Fall pflegen sich irgend welche dunkler bewusste Vorgänge als zunächst unbemerkt gebliebene begleitende Bedingungen der direct wahrgenommenen herauszustellen. So kann man z. B. bei geringerer Aufmerksamkeit oder bei mangelnder Uebung in der Selbstbeobachtung der Meinung sein, während einer längeren Betrachtung eines Sehobjectes beharre fortwährend dieselbe Vorstellung, und es sei also mindestens in Bezug auf diesen besonderen Inhalt unser psychischer Zustand kein fließender, sondern ein zwischen gewissen Zeitgrenzen dauernder. Nichts desto weniger erkennt man bei aufmerksamer Selbstbeobachtung leicht, dass diese Meinung eine Täuschung

ist. Sie wird durch den Umstand, dass wir uns im Wechsel unserer Wahrnehmungen von der Constanz des äußeren Gegenstandes überzeugen, begünstigt; daher man denn auch hinsichtlich anderer psychischer Erlebnisse, z. B. eines Affectverlaufs, eines Willensvorganges oder selbst eines Gefühlszustandes, nicht so leicht der gleichen Täuschung anheimfällt. Vergegenwärtigt man sich aber z. B. genau den Thatbestand bei der Wahrnehmung eines uns dauernd gegebenen Objectes, so erweist sich derselbe nicht minder als ein fortwährend fließendes Erlebniss, wie etwa eine Willenshandlung. Nur ist bei jenem der Wechsel unregelmäßiger, so dass der Eindruck eines bestimmten Verlaufs nicht unmittelbar an eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der Phasen des Vorganges gebunden ist.

Nicht anders wie mit der angeblich beharrlichen Dauer verhält es sich mit der scheinbaren Einfachheit psychischer Inhalte. Wo wir etwa auf den ersten Anschein meinen möchten, einen einfachen Thatbestand wirklich zu finden, da zeigt sich dieser regelmäßig nicht bloß von andern, zunächst übersehenen Inhalten begleitet und demnach in Folge seiner Verbindung mit diesen zusammengesetzt, sondern er bietet schon in seiner eigenen, ohne Rücksicht auf solche Verbindungen betrachteten Beschaffenheit ein complicirtes Verhalten. So könnte man vielleicht denken, die Empfindung eines leuchtenden Punktes oder eines reinen, von allen Nebentönen und Nebengeräuschen befreiten Tones sei etwas psychisch Einfaches. Aber es ist klar, dass man einen Punkt überhaupt nicht isolirt vorstellen kann, sondern dass er uns immer nur in einem Gesichtsfeld gegeben ist, welchem letzteren wir überdies eine Beziehung zu unserem eigenen Körper anweisen. Näher kommt wohl der einfache Ton dem wirklich Einfachen. Aber auch ihn können wir nicht loslösen von unserem gesammten zeitlich-räumlichen Wahrnehmen: wir hören ihn irgendwo im Raume, bringen ihn also wiederum in jene Beziehungen, inmitten derer sich unser eigner dunkel vorgestellter Körper befindet, und wir bringen ihn außerdem, indem wir ihn als einen in der Zeit dauernden Eindruck auffassen, in jedem Augenblick in Verbindung mit den vorangehenden Empfindungen. Endlich aber wird es kaum vorkommen, dass der Ton nicht auch ein gewisses Gefühl, z. B. ein Wohlgefallen, oder Gefühle, die an die Spannung der Aufmerksamkeit gebunden sind, erregte. Halten wir daher unter Umständen irgend ein psychisches Erlebniss für einfach, so beruht dies stets darauf, dass wir gewisse thatsächlich gegebene Inhalte allein berücksichtigen, weil ihnen allein unsere Aufmerksamkeit zugekehrt ist, während andere, für die diese Bevorzugung nicht zutrifft, uns entgehen.

b. Bedingungen der psychologischen Analyse und Abstraction.

Obgleich hiernach die Voraussetzung, dass innerhalb unserer psychologischen Erfahrung irgend welche Inhalte vorkommen, die uns unmittelbar als einfache, nicht zusammengesetzte gegeben wären, ebenso wenig zutrifft wie die andere, dass uns in ihr jemals dauernde Gegenstände oder Zustände begegnen, so führen nun doch die allgemeinen Eigenschaften des seelischen Geschehens Bedingungen mit sich, die uns fortwährend veranlassen, die zusammengesetzten Inhalte des Bewusstseins in einfachere Bestandtheile zu sondern. Diese Bedingungen bestehen einerseits in den Beziehungen, in die die verschiedenen psychischen Erfahrungsinhalte bei ihrem fortwährenden Wechsel zu einander treten, und anderseits in jener eigenthümlichen, später näher zu analysirenden psychischen Function, die wir mit dem Namen der »Aufmerksamkeit« belegen, und die wesentlich in der Fähigkeit besteht, abwechselnd einzelne Bestandtheile psychischer Erlebnisse klarer und deutlicher aufzufassen als andere[1]. Vermöge der ersten dieser Bedingungen bieten sich uns die Bestandtheile des psychischen Geschehens in fortwährend wechselnden Verbindungen, so dass sich dadurch die einzelnen, obgleich sie an sich niemals isolirt vorkommen, doch als relativ selbständige Theilinhalte aussondern. Vermöge der zweiten heben sich dann aber solche sich aussondernde Bestandtheile aus dem Fluss des psychischen Geschehens heraus, sie werden klarer und deutlicher als die übrigen, mit denen sie verbunden sind, aufgefasst, und auf diese Weise wiederum als selbständige Gebilde festgehalten.

Aus diesen objectiven und subjectiven Bedingungen des psychischen Geschehens ergeben sich von selbst die Eigenthümlichkeiten und die Aufgaben der psychologischen Analyse und Abstraction. Findet sich irgend ein psychischer Inhalt a in verschiedenen Momenten in wechselnden Verbindungen $a\,b\,c\,d\,..$, $a\,m\,n\,o\,p\,..$, $a\,x\,y\,z\,..$, so liegt darin zunächst ein objectives Motiv, ihn als ein innerhalb dieses Wechsels Dauerndes zu denken, und sodann ein subjectives Motiv, ihn vor den übrigen, dunkler bleibenden Bestandtheilen zu bevorzugen. Sollte es sich dann etwa im Verlauf des psychischen Geschehens herausstellen, dass sich ein solcher Bestandtheil a in andern Zusammenhängen wieder in weitere, noch einfachere Producte zerlegt, so wiederholt sich an ihm naturgemäß der gleiche Process, bis schließlich nur noch Bestandtheile zurückbleiben, bei denen in dem empirischen Verlauf des Geschehens eine weitere Zerlegung nicht mehr eintritt. Diese letzten Bestandtheile, die sich so

[1] Näheres über die Eigenschaften der Aufmerksamkeit unten Abschn. V. Vgl. auch oben, S. 320 ff.

lediglich vermöge der Verhältnisse ihres Vorkommens als nicht weiter zerlegbare ergeben, bezeichnen wir hiernach als psychische Elemente. Aus den erwähnten Bedingungen ihrer Aussonderung aus den complexen psychischen Vorgängen geht demnach hervor, dass sie einerseits rein empirische Elemente sind, und dass sie anderseits doch in der isolirten und dauernden Beschaffenheit, in der wir sie uns begrifflich fixirt denken, in der Wirklichkeit niemals existiren, theils weil sie immer mit andern Elementen verbunden sind, theils weil sie fortwährend an dem Fluss des psychischen Geschehens theilnehmen. Die psychischen Elemente sind also insofern reine Producte begrifflicher Abstraction, als sie in dem isolirten und beharrenden Zustand, in dem wir sie uns zum Behuf der Untersuchung ihrer fundamentalen Eigenschaften denken, keine Realität besitzen. Gleichwohl sind sie unmittelbare Inhalte der wirklichen Erfahrung selbst, da sie niemals anders gedacht werden können, als mit den ihnen in der unmittelbaren Wahrnehmung zukommenden Eigenschaften. Sie sind, wie wir uns kurz ausdrücken können, Producte begrifflicher Abstraction mit Rücksicht auf ihre Isolirung von andern psychischen Inhalten; sie sind aber selbst Inhalte unmittelbarer Wahrnehmung, und daher in Bezug auf die ihnen selbst beizulegenden Eigenschaften durchaus anschaulicher Natur. In der ersten dieser Beziehungen gleicht der Begriff des psychischen dem des physischen Elementes, wie ihn die Naturwissenschaft auf den verschiedenen Gebieten, auf denen sie sich des Elementenbegriffs bedient, anwendet. Auch von den Atomen der Physik und Chemie wird ja im allgemeinen vorausgesetzt, dass sie nur in Verbindungen vorkommen. Dagegen unterscheiden sich in Bezug auf die zweite der genannten Eigenschaften die psychischen sehr wesentlich von den physischen Elementarbegriffen, indem die letzteren auch nach ihrem eigenen Inhalt nur begriffliche Eigenschaften besitzen. Dies hängt auf das engste mit der wesentlich verschiedenen Entstehungsweise der Elementarbegriffe auf beiden Gebieten zusammen. Zur Annahme irgend welcher physischer Elemente gelangen wir überall erst auf dem Wege abstracter Begriffsbildungen, während sich die psychischen Elemente bei der Analyse unserer unmittelbaren Erlebnisse als die letzten anschaulich gegebenen Bestandtheile aussondern. So finden sich z. B. unter diesen Erlebnissen mannigfache, fortwährend wechselnde und fließende Vorstellungen farbiger Gegenstände, und unter den letzteren kehrt irgend eine bestimmte Farbe, z. B. ein Grün von einer gewissen Qualität und Intensität, in mannigfach wechselnden Verbindungen wieder. Wenn wir nun aus allem diesem Wechsel diese bestimmte Farbe isoliren, und wenn wir demnach insbesondere auch von den ebenfalls dem Wechsel unterworfenen zeitlichen und räumlichen Beziehungen abstrahiren, so besitzt jenes bestimmte Grün für uns die Bedeutung eines

psychischen Elementes, weil es sich eben nicht weiter in einfachere, ebenfalls dem Wechsel unterworfene Bestandtheile zerlegen lässt. Aehnlich verhält es sich mit dem was wir einen »einfachen Ton« nennen. Als das den einfachen von den zusammengesetzten Klängen unterscheidende Merkmal betrachten wir es, dass er nur eine einzige Tonhöhe enthält, die zugleich in einer bestimmten Intensität gegeben ist, während die Klänge und noch mehr die Zusammenklänge stets mehrere solche Töne umfassen. Wenn wir nun wiederum davon abstrahiren, dass wir jeden Ton in räumliche und zeitliche Beziehungen bringen, und dass die wirklich gehörten Töne im allgemeinen »Klänge« sind, d. h. aus einer Mehrheit einfacher Töne bestehen, wobei die Unterscheidung der letzteren wesentlich dadurch erleichtert wird, dass die neben einem stärkeren Hauptton gehörten Nebentöne wechseln und in gewissen Grenzfällen unmerklich werden, so bleibt als einfacher Ton auch hier ein nicht weiter zerlegbarer, aber gleichwohl in der unmittelbaren Wahrnehmung enthaltener Bestandtheil, d. h. ein psychisches Element. Geht man von diesen Fällen aus, in denen uns durch die objectiven Bedingungen die unmittelbare Zerlegung unserer psychischen Erlebnisse in Elemente erleichtert wird, um die ähnlichen Gesichtspunkte auf andere, mehr subjective und daher einer experimentellen Beeinflussung direct weniger zugängliche Inhalte anzuwenden, z. B. auf einen Affect, auf einen Willensvorgang u. dergl., so erkennt man unschwer, dass es hier zwar unter Umständen zweifelhafter sein kann, welche Bestandtheile eines Geschehens als nicht weiter zerlegbare psychische Elemente anzusehen seien. Dagegen kann es nicht zweifelhaft sein, dass die durch den Wechsel der Vorgänge einerseits und durch die veränderliche Richtung der Aufmerksamkeit anderseits bedingte unmittelbare Analyse hier ebenfalls bei Elementen stehen bleibt, die unmittelbar gegeben, also selbst Wahrnehmungsinhalte sind, dabei aber doch niemals unverbunden in der Wahrnehmung vorkommen.

Sollte noch ein Zweifel an der Berechtigung, ja Nothwendigkeit dieses Verfahrens unmittelbarer Analyse der psychischen Vorgänge bestehen, so müsste dieser Zweifel schließlich vor der Thatsache schwinden, dass lange, bevor die Psychologie zu einer planmäßigen Anwendung desselben gelangte, diejenigen Naturwissenschaften, die zum Zweck der Untersuchung bestimmter objectiver Naturvorgänge einer vorausgehenden Analyse der entsprechenden unmittelbaren Wahrnehmungsinhalte bedürfen, sich überall einer solchen als eines vorbereitenden und so zu sagen selbstverständlichen Verfahrens bedienten. So behandeln längst die physikalische und physiologische Optik Lichteindrücke, wie Grün, Roth, Weiß, Grau u. s. w., ohne weiteres als für sich isolirbare Qualitäten, ohne sich dadurch stören zu lassen, dass diese Qualitäten nie anders als in bestimmten

räumlichen und zeitlichen Verbindungen vorkommen. Auch hier abstrahirt man von diesen, weil sie eben variabel sind, um die objectiven Vorgänge, die jenen Qualitäten entsprechen, ohne Rücksicht auf solche begleitende Bedingungen zu untersuchen. Aehnlich verfährt die Akustik mit den einfachen Tönen, u. s. w. Wenn es nun die nächste Aufgabe der Psychologie ist, die unmittelbaren Erlebnisse unseres Bewusstseins zu analysiren, so hat sie demnach lediglich den Spuren zu folgen, auf denen ihr hier diejenigen Naturwissenschaften vorangingen, die sich mit gewissen Theilen dieser Erlebnisse auf ihrem Standpunkte einer Analyse der entsprechenden objectiven Naturvorgänge beschäftigen. Nur wird die Psychologie selbstverständlich bei einer solchen Zerlegung der unmittelbaren Wahrnehmungsinhalte in Elemente ihren Standpunkt der subjectiven Betrachtung zur Geltung bringen müssen. Dieser kann aber nur darin bestehen, dass sie die Elemente der Wahrnehmung, die für Physik und Physiologie nur Ausgangspunkte und Hülfsmittel zur Analyse der von dem empfindenden und wahrnehmenden Subject unabhängigen Naturvorgänge sind, um ihrer selbst willen und in den unmittelbaren Beziehungen, in denen sie sich in unserem Bewusstsein darbieten, der Untersuchung unterwirft, und dass sie dann weiterhin das nämliche Verfahren einer Wahrnehmungsanalyse, welches die Naturwissenschaft nur für diejenigen Bewusstseinsinhalte in Betracht zieht, die auf objective Gegenstände und Vorgänge außerhalb unseres Bewusstseins bezogen werden, auch auf diejenigen Erlebnisse ausdehnt, denen diese Beziehung auf die Außendinge nicht zukommt, daher sie in der naturwissenschaftlichen Betrachtung verschwinden. Ihren specifischen, sie von der naturwissenschaftlichen wesentlich unterscheidenden Charakter empfängt so die psychologische Analyse dadurch, dass erstens die Elemente, bei denen sie stehen bleibt, ganz und gar innerhalb der unmittelbaren Wahrnehmung liegen, dass sie also mit denjenigen Elementen identisch sind, die für die naturwissenschaftliche Analyse bloß die Ausgangspunkte einer von den subjectiven Phänomenen zu ihren objectiven Bedingungen fortschreitenden begrifflichen Analyse bilden; und dass sie zweitens diese Elementaranalyse der unmittelbaren Wahrnehmung, welche die Naturwissenschaft nur für solche Bestandtheile der Erfahrung durchführt, denen eine objective Bedeutung zukommt, auf die Gesammtheit unserer Erlebnisse ausdehnt.

2. Zusammengesetzte psychische Vorgänge.

Der nächste Schritt für die angemessene Durchführung dieser ersten, analytischen Aufgabe der Psychologie besteht naturgemäß darin, dass man sich vorläufig über die Hauptclassen zusammengesetzter psychischer

Vorgänge Rechenschaft gibt. Hier bietet aber die Bevorzugung, welche die Naturwissenschaft bestimmten unter unsern unmittelbaren Erlebnissen zu theil werden ließ, auch für die Psychologie einen Anhalt, um daran ihrerseits die nächste maßgebende Scheidung anzuknüpfen. Denn offenbar ist das Motiv, dem die Naturwissenschaft hierbei folgte, für die Beschaffenheit der psychischen Vorgänge selbst von entscheidender Bedeutung. Ob diese auf Gegenstände außerhalb unseres Bewusstseins oder auf ein subjectives Verhalten des Bewusstseins selber bezogen werden, dies ist, auch abgesehen davon, dass nur jene Beziehung auf äußere Objecte den betreffenden Thatsachen ein naturwissenschaftliches Interesse verleiht, von entscheidendem psychologischem Werthe. Wir können daher unter diesem Gesichtspunkt die sämmtlichen Inhalte des Bewusstseins in objective und in subjective sondern, wobei wir eben unter diesen Ausdrücken nichts anderes verstehen wollen, als dass die ersteren auf äußere, dem wahrnehmenden Subject gegebene Gegenstände, die letzteren aber unmittelbar auf den Zustand des Subjectes selbst bezogen werden. Beide Arten von Vorgängen, die wir in dem angegebenen Sinne als die objectiven und die subjectiven unterscheiden, sind uns aber, nach dem Princip, dass alles, was wir unmittelbar erleben, zusammengesetzt ist, natürlich nicht als elementare Vorgänge, sondern nur in mehr oder minder verwickelten Verbindungen gegeben, und diese durchgängige Verbindung und Verwicklung besteht insonderheit auch darin, dass die objectiven immer an subjective und die subjectiven an objective Bewusstseinsinhalte gebunden sind.

Im Hinblick auf diese in doppeltem Sinn zusammengesetzte Beschaffenheit aller wirklichen Bewusstseinsinhalte erscheint nun die Scheidung der zusammengesetzten Vorgänge selbst in bestimmte, durch ihr Verhältniss zum Subject einerseits und zu der dem Subject gegebenen Außenwelt anderseits gekennzeichnete Gruppen als eine nothwendige Vorbedingung für die Feststellung der entsprechenden psychischen Elemente. Unsere deutsche Sprache besitzt zwei Wörter, die in Folge der Bedeutungsentwicklung, die sie in unserm neueren Sprachgebrauch erfahren haben, die einzelnen Inhalte des Bewusstseins je nach dieser verschiedenen Beziehung auf äußere Gegenstände oder auf subjective Zustände zutreffend ausdrücken: die Wörter Vorstellung und Gemüthsbewegung.

a. Die Vorstellungen.

Vorstellung bedeutet dem unmittelbaren Wortsinne nach »was wir vor uns hinstellen«. Das Wort ist also vortrefflich geeignet, um jeden für sich abzusondernden Inhalt des Bewusstseins zu bezeichnen, der auf Gegenstände der Außenwelt, ihre Eigenschaften oder Zustände bezogen wird.

Die Vorstellung in dieser allgemeinen Bedeutung kann demnach ebensowohl einem wirklich vorhandenen und auf die Sinne einwirkenden Gegenstand, einer sogenannten Wahrnehmung, entsprechen, wie einem Vorgang, der bloß in einer Erinnerung an irgend eine früher vorhanden gewesene Wahrnehmung oder in einem aus verschiedenen Wahrnehmungsbestandtheilen zusammengesetzten Phantasiebild besteht. Da das Wort Vorstellung in die philosophische Terminologie des 18. Jahrhunderts zunächst als eine Uebersetzung von »idea«, in der diesem Wort in der englischen Philosophie angewiesenen empirischen Bedeutung, eingeführt wurde, so hat man es nicht selten auf den engeren Begriff der »Einbildungs-« oder »Phantasievorstellung« eingeschränkt und in diesem Sinne der »Wahrnehmung« oder »Empfindung« gegenübergestellt, die auf die Einwirkung eines direct gegebenen äußeren Gegenstandes zurückgeführt wurden. Diese Unterscheidung hat sich zum Theil bis zum heutigen Tage erhalten. Es ist aber einleuchtend, dass sie den psychologischen Thatbestand mit einer erkenntnisstheoretischen Reflexion vermengt, die für jenen vollkommen irrelevant ist, und sich außerdem deshalb als schädlich erweist, weil sie leicht die falsche Meinung erweckt, zwischen den direct durch Sinneseindrücke erzeugten Vorstellungen, den sogenannten Wahrnehmungen, und den »reproducirten Vorstellungen«, Erinnerungsbildern u. dergl., existire ein unmittelbarer psychologischer Unterschied, ein Vorurtheil, welches durch den Umstand, dass in vielen Fällen die Erinnerungsvorstellungen flüchtiger und von geringerer Stärke sind als die directen Sinnesvorstellungen, einigermaßen unterstützt wird. Die Vergleichung der sogenannten Erinnerungs- und Phantasiebilder unter wechselnden Umständen lehrt aber, dass diese Unterschiede vollkommen fließend, und dass sie durchaus nicht constant sind. Eine Hallucination, bei der gar kein äußeres Object existirt, kann ebenso gut intensiv und qualitativ relativ beständig sein wie ein directer Sinneseindruck; umgekehrt kann aber auch dieser so flüchtig und schwach sein, dass zwischen ihm und einem lebhaften Erinnerungsbild kein merklicher Unterschied bestehen dürfte. Und was endlich die Hauptsache ist: wenn wir der Vorstellung deshalb ihren Namen geben, weil sie etwas vor uns hingestelltes, eine Objectivirung von Bewusstseinsinhalten bedeutet, so ist diese Objectivirung bei den direct erregten genau so wie bei den reproducirten Vorstellungen vorhanden. Hiernach ist diese Verengerung des Begriffs auf die Erinnerungsbilder sowie überhaupt die ganze Unterscheidung der objectiven Bewusstseinsinhalte, je nachdem bei ihnen wirkliche Objecte unmittelbar gegenwärtig sind oder nicht, vom psychologischen Standpunkt aus verwerflich, weil sie ein Merkmal zum Unterscheidungsgrund macht, das selbst gar kein psychologisches, sondern ein logisches ist, und weil sie zur Annahme

psychologischer Unterschiede verführt, die in Wirklichkeit nicht existiren. So steht sie denn auch im engsten Zusammenhang mit jener Reflexionspsychologie, die, indem sie die psychischen Erlebnisse selbst hinter logischen Definitionen und Distinctionen verschwinden lässt, schließlich den, der sich ihr ergeben hat, zur psychologischen Beobachtung unfähig macht.

Demnach verstehen wir im Folgenden unter Vorstellung jeden als ein relativ selbständiges Ganzes wahrgenommenen Bewusstseinsinhalt, der in dem oben angegebenen Sinne objectivirt wird, gleichgültig ob ihm ein wirkliches Object entspricht oder nicht. Wo es etwa wünschenswerth sein sollte, das eine oder das andere hervorzuheben, da mögen die specielleren Bezeichnungen »Sinnesvorstellungen« und »Erinnerungsvorstellungen« beibehalten werden. Je weniger sich aber zwischen beiden feste Unterschiedsmerkmale aufstellen lassen, um so weniger scheint es zweckmäßig, für sie andere unterscheidende Namen zu wählen als solche, die, wie die obigen, beide den gemeinsamen Begriff »Vorstellung« enthalten.

b. Die Gemüthsbewegungen.

Bedarf auf diese Weise der Begriff der Vorstellung, um ihn psychologisch brauchbar zu machen, einer ihn über die verengernde Nebenbedeutung des bloß subjectiven Geschehens hinaushebenden Verallgemeinerung, so ist nun umgekehrt der Begriff der Gemüthsbewegung in dem Sinne, in welchem wir ihn gegenwärtig für alle diejenigen Bewusstseinsinhalte gebrauchen, die auf rein subjective Zustände und Vorgänge bezogen werden, aus einer allmählichen Verengerung der Bedeutung hervorgegangen, die das Wort »Gemüth« vornehmlich seit dem Ende des 18. Jahrhunderts nicht bloß in der Sprache der Wissenschaft, sondern auch in dem allgemeinen Sprachgebrauch erfahren hat. Während nämlich vor dieser Zeit das »Gemüth« bald mit dem Begriff der Seele bald mit dem des Bewusstseins zusammenfloss, wird in der heutigen Sprache das Wort ausschließlich für den Inbegriff solcher seelischer Regungen und Stimmungen angewandt, in denen sich die subjective, von objectiven Bedingungen direct nicht abhängige psychische Anlage ausspricht. In diesem Sinne pflegt also das Gemüth von der »Intelligenz« oder dem »Denken« und »Erkennen« oder auch dem »Vorstellen« unterschieden zu werden. Da nun aber das Wort Gemüth einen Collectivbegriff ausdrückt, so kann es der Vorstellung, die nur einen einzelnen concreten Inhalt des Bewusstseins bezeichnet, nicht direct gegenübergestellt werden. Als ein hinsichtlich seines Umfangs derselben äquivalenter Begriff empfiehlt sich deshalb der der Gemüthsbewegung, der ebenfalls einen einzelnen concreten Inhalt bezeichnet,

während er außerdem auf die gerade bei diesen subjectiven psychischen Vorgängen besonders augenfällig hervortretende fließende und veränderliche Natur des Geschehens durch die Uebertragung des Bewegungsbegriffs hinweist. Doch muss dabei bemerkt werden, dass in dieser allgemeinen Anwendung des Wortes »Gemüthsbewegung« auf die subjectiven Bestandtheile der seelischen Erlebnisse insofern wiederum eine Erweiterung des Begriffs liegt, als unter dem Einflusse der neueren Bedeutung des Wortes Gemüth auch jener Ausdruck nicht selten speciell im Sinne einer Verdeutschung des Terminus »Affect« gebraucht wird. Nehmen wir das Wort in der allgemeineren Bedeutung, so umfasst es natürlich neben den Affecten auch die dauernderen sogenannten Gemüthsstimmungen sowie die Willensvorgänge. Da sich aber zwischen Stimmungen und Affecten eine sichere Grenze nicht ziehen lässt, und da sich die Willensvorgänge, wie wir sehen werden, durchaus als eine specielle Form der Affecte betrachten lassen, so dürfte diese Verallgemeinerung um so mehr gerechtfertigt sein, als ein anderer geläufiger oder sonst zweckdienlicher Ausdruck für einen solchen der Vorstellung gegenüberzustellenden und sie ergänzenden Begriff bis jetzt nicht vorhanden ist.

Die Anwendung der Begriffe Vorstellung und Gemüthsbewegung in dem Sinne, in dem dieselben oben zum Zweck der klaren Sonderung der psychischen Erlebnisse definirt wurden, ist zwar durch deren bisherige Bedeutungsgeschichte hinreichend vorbereitet, um sie als eine mit einer gewissen inneren Consequenz sich ergebende Folge aus der Entwicklung der psychologischen Begriffe selbst und des Sprachgebrauchs betrachten zu dürfen. Dennoch ist diese Anwendung sogar in der Wissenschaft keineswegs zu so allgemeiner Anerkennung gelangt, wie es im Interesse der wechselseitigen Verständigung und in dem der klaren Unterscheidung wünschenswerth wäre. Eben darum aber, weil in diesem Fall die Confusion der Ausdrücke immer auch eine Confusion der Begriffe und demnach entweder ein mangelhaftes psychologisches Verständniss oder eine schädliche Vermengung mit heterogenen, sei es logischen sei es metaphysischen Gesichtspunkten bedeutet, so sind diese terminologischen Fragen keineswegs gleichgültig. Vielmehr kann wohl gesagt werden, dass eine zweckentsprechende, dem rein empirischen Standpunkte der Psychologie und den Erfordernissen der exacten psychologischen Analyse Rechnung tragende Terminologie die unerlässliche Vorbedingung dieser Analyse selbst sei. Im Hinblick hierauf mögen darum hier noch einige Bemerkungen über die Geschichte jener psychologischen Hauptbegriffe und ihrer Bezeichnungen folgen. Es wird sich daraus ergeben, dass schon die Wortgeschichte zu der oben angegebenen Regulirung des wissenschaftlichen Sprachgebrauchs mit einer gewissen inneren Folgerichtigkeit geführt hat.

Das Wort Vorstellung ist verhältnissmäßig noch jungen Ursprungs. Es scheint selbst in seiner ersten, dem concreten Sinne seiner beiden Bestandtheile vor und stellen anhaftenden Bedeutung nicht über die zweite Hälfte des 17. Jahrhunderts zurückzureichen. CHRISTIAN WOLFF führte dann das Wort

zuerst in die psychologische Terminologie ein. Er bezeichnet es selbst als eine Uebersetzung von »idea«. Aber es muss ihm zum Ruhme nachgesagt werden, dass er sich im ganzen noch von der ausschließlichen Beschränkung auf die Erinnerungsvorstellungen fernhält, da er zwar die durch äußere Sinnesreize erregten Vorstellungen »Empfindungen« nennt, dabei aber doch ausdrücklich die Empfindungen ebenfalls mit zu den Vorstellungen rechnet[1]. Erst in der WOLFF'schen Schule bildete sich, ohne Zweifel in Folge des wachsenden Einflusses der englischen Associationspsychologie und ihrer Gegenüberstellung der »ideas« und der »impressions«, die Gewohnheit aus, das erstere Wort, die ideas oder Erinnerungsbilder, mit Vorstellungen, das letztere, die impressions oder Sinneseindrücke, mit Empfindungen zu übersetzen, eine Nachwirkung, unter der namentlich die Associationspsychologie auch in Deutschland heute noch steht, und durch die sie freilich zugleich für die noch immer in ihr herrschende Vermengung empirischer Selbstbeobachtung und logischer Reflexion ein deutliches Zeugniss ablegt. Denn es bedarf doch wahrlich nur einer mäßigen Selbstbesinnung auf den unmittelbar gegebenen Inhalt der Bewusstseinsvorgänge, um zu erkennen, dass die Reflexion, ob ein vorgestelltes äußeres Object wirklich existire oder nicht, zur unmittelbaren psychologischen Erfahrung nicht gehört. Einen ganz andern Weg hat das Wort Gemüth, aus dem die Bezeichnung »Gemüthsbewegungen« für die subjectiven Bewusstseinsinhalte abgeleitet ist, zurückgelegt. Es ist keine Neubildung, sondern ein aus altdeutscher Zeit überkommenes Sprachgut, das, an das Stammwort Muth sich anlehnend, zunächst das gesammte innere Wesen des Menschen und dann in der specielleren Bedeutungsrichtung, die auch »Muth« erhalten hat, speciell die Temperaments- und Charaktereigenschaften bezeichnet[2]. In dem gleichen Sinne ist das Wort in den philosophischen Sprachgebrauch übergegangen, wo es das ganze 18. Jahrhundert hindurch, und so auch noch von KANT, im wesentlichen gleichbedeutend mit Seele oder Bewusstsein gebraucht wird[3]. Die durch die Association mit Muth nahegelegte speciellere Beziehung auf die der Intelligenz, dem Vorstellen und Erkennen gegenüberstehenden subjectiveren Eigenschaften der Seele, wonach das Gemüth als der Sitz der Affecte, Leidenschaften und Stimmungen gefasst und von dem Geiste unterschieden wird, kommt erst in der Sturm- und Drangperiode der deutschen Dichtung zur Geltung. Bei HERDER, GOETHE, dann bei den Romantikern wird diese engere Bedeutung des Wortes, die im Gegensatze zu dem im Denken und in der Sprache mehr nach außen tretenden Geiste das tiefere Innere der Seele ausdrückt, allmählich die vorherrschende. Unter den Philosophen ist es FICHTE, bei dem es in diesem neuen Sinne geradezu ein Lieblingsausdruck geworden ist[4]. Seitdem hat dann auch die Zusammensetzung »Gemüths-

[1] WOLFF, Vern. Gedanken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen[6]. 1726. I, § 749, II, § 268.

[2] Vgl. R. HILDEBRANDS Art. Gemüth in GRIMMS Wörterbuch. Bd. 4, I, S. 3239 ff.

[3] Bei KANT ist demnach das Gemüth der allgemeinere Begriff im Verhältniss zum Geiste. Er nennt z. B. (Kritik der Urtheilskraft, § 49) den Geist »in ästhetischer Bedeutung das belebende Princip im Gemüth«, und redet gelegentlich von den »Vorstellungen im Gemüth« u. s. w.

[4] FICHTE, Sämmtliche Werke, Bd. 7, S. 327. Die Vergleichung der germanischen mit den romanischen Völkern gipfelt hier in den Worten: »die letzteren (die Romanen) haben Geist; die ersteren (die Germanen) haben zum Geist auch noch Gemüth«. Siehe

bewegungen« als Uebersetzung des Wortes »Affecte«, an Stelle der früher meist gebrauchten »Leidenschaften«, in der deutschen Psychologie um sich gegriffen, wozu überdies die Analogie mit dem französischen émotions, engl. emotions, beigetragen haben mag. Von hier aus liegt es nun aber, bei der centralen Stellung, welche die Affecte inmitten der Gesammtheit der Bethätigungen des sogenannten Gemüthes einnehmen, offenbar nahe, von dieser engeren Bedeutung, für die sich das Fremdwort »Affecte« hinreichend eingebürgert hat, wieder zu der weiteren fortzuschreiten, die im Folgenden maßgebend sein soll: nämlich zu einem Gesammtbegriff für alle die zusammengesetzten Bewusstseinsinhalte, die wir der sogenannten Gemüthsseite der Seele zurechnen. Hiernach bedienen wir uns des Wortes als eines Collectivausdrucks für complexe Gefühle, Stimmungen, Affecte und Willensvorgänge, für die es, obgleich sie sichtlich nicht weniger nahe als die verschiedenen Arten der Vorstellungen zusammenhängen, doch noch an einem gemeinsamen Ausdruck fehlt.

3. Psychische Elementarphänomene.

a. Die Begriffe Empfindung und Gefühl als Grundformen psychischer Elemente.

Führen wir die Bezeichnungen Vorstellungen und Gemüthsbewegungen in dem angegebenen Sinne für die beiden Grundformen psychischer Erlebnisse ein, die, weil sie stets an einander gebunden sind, als die einander ergänzenden Theilinhalte des Bewusstseins betrachtet werden können, so bieten sich nun auch für die psychischen Elemente, aus denen diese complexen Vorgänge zusammengesetzt sind, Bezeichnungen, die sich vermöge der vorbereitenden Bedeutungsentwicklung der betreffenden Wörter als die diesem Zweck am meisten entsprechenden empfehlen: sie sind der Ausdruck Empfindungen für die Elemente der Vorstellungen, Gefühle für die Elemente der Gemüthsbewegungen. Handelt es sich darum, bei den Empfindungen hervorzuheben, dass bei ihnen von den etwa begleitenden Gefühlen zu abstrahiren sei, so nennen wir sie auch reine Empfindungen. Soll bei den Gefühlen, gegenüber der nicht ganz zu vermeidenden Verwendung des gleichen Ausdrucks für gewisse Gefühlsverbindungen, die elementare Natur besonders betont werden, so sprechen wir von Gefühlselementen oder von einfachen Gefühlen. Dass auch diese Begriffe der Empfindung und des Gefühls eine Entwicklung zurückgelegt haben, die noch heute zum Theil in abweichenden Anwendungen derselben nachwirkt, ist schon oben (Einleitung S. 14) hervorgehoben worden. So kommt es vor, dass die Empfindung einerseits auf die durch äußere Sinnesreize entstehenden Empfindungen eingeschränkt, andererseits aber auf

---

dazu und zu dem Folgenden meine Bemerkungen zur Terminologie der Gefühle und der Gemüthsbewegungen, Philos. Stud. Bd. 6, 1891, S. 335 ff.

alle die zusammengesetzten Vorstellungen ausgedehnt wird, denen ein unmittelbar gegebenes äußeres Object gegenübersteht. Dazu tritt dann außerdem die im allgemeinen Sprachgebrauch und in der schönen Litteratur stehen gebliebene Verwendung des Wortes Empfindung im Sinne des oben definirten psychologischen Begriffs von Gefühl. Gegenüber dieser Vermengung bleiben hier für die psychologische Terminologie zwei Motive entscheidend: erstens der schon aus Anlass des Begriffs der Vorstellung geltend gemachte Grund, dass die Erwägung, ob ein bestimmter psychischer Inhalt von einem wirklichen äußeren Object herrührt oder nicht, auf einer secundären logischen Reflexion beruht; und zweitens das Bedürfniss, für die Elemente der Vorstellungen einen specifischen Ausdruck zu besitzen und dabei denjenigen zu wählen, der durch seine bisherige Bedeutungsentwicklung hierzu am besten vorbereitet ist. Insbesondere hat die Physiologie in dieser Beziehung bereits vorgearbeitet. Denn sie ist längst gewohnt, einfache Sinneserregungen, wie grün, roth, weiß, warm, kalt u. s. w., Empfindungen zu nennen und ihnen die Vorstellungen von Flächen, Körpern, zeitlichen Erscheinungen u. dergl. gegenüberzustellen. Zwar kommen gelegentlich auch Ausdrücke wie Raumempfindungen, Zeitempfindungen vor, aber im ganzen sind sie doch Ausnahmen, bei denen gewisse physiologische Hypothesen bereits eine merkliche Rolle spielen.

Hat so die Physiologie den Begriff der Empfindung in einer dem psychologischen Bedürfniss schon einigermaßen entgegenkommenden Weise entwickelt, so ist dies nun aber um so weniger bei dem zweiten Elementarbegriff, dem Gefühl, geschehen. Hier hat vielmehr der noch immer in der Physiologie viel gebrauchte Ausdruck »Gefühlssinn« für die Gesammtheit der Empfindungen der äußeren Haut, und die Uebertragung des Ausdrucks auf alle die Empfindungen, die nicht an die speciellen Sinneswerkzeuge gebunden sind, in Ausdrücken wie Schmerzgefühle, Muskelgefühle u. dergl., eine Confusion der Begriffe herbeigeführt, die in diesem Fall in der Physiologie beinahe noch schlimmer ist als im Sprachgebrauch des gewöhnlichen Lebens. Die Ursache dieses Uebelstandes liegt wohl hauptsächlich darin, dass der Physiologie ihrer ganzen Aufgabe gemäß eine Analyse der Gefühle im psychologischen Sinne ferne liegt, während sie sich mit den Empfindungen, als den wichtigsten Symptomen der Functionen der Sinnesorgane, eingehend beschäftigt. Daraus ist in ihr die ziemlich verbreitete Ansicht hervorgegangen, Gefühl und Empfindung seien im wesentlichen identische Dinge, und insonderheit die Gefühle seien einschließlich der ihnen anhaftenden besonderen Eigenschaften specifische Empfindungen des allgemeinen Tastorgans und der functionell mit demselben nahe zusammenhängenden inneren Körperorgane, wie der Gelenke,

Muskeln u. s. w. Indem man diese Körperempfindungen, samt dem Hunger, dem Durst, den Schmerzempfindungen, zusammen auch als »Gemeingefühle« bezeichnete, fixirte sich besonders in diesem Ausdruck der Begriff des Gefühls als einer specifischen Sinnesqualität. Ihre empirische Grundlage fand aber diese Voraussetzung darin, dass thatsächlich an die Haut- und Organempfindungen besonders lebhafte Lust- und Unlustgefühle gebunden zu sein pflegen. Gleichwohl ist diese ganze Auffassung offenbar psychologisch unzulässig, weil sie erstens die bei den Haut- und den sogenannten Gemeinempfindungen nicht weniger als bei den andern Sinneserregungen sich aufdrängende Unterscheidung eines objectiven, auf irgend einen außerhalb des Bewusstseins gegebenen Thatbestand bezogenen, und eines subjectiven, den eigenen Zustand des empfindenden Subjectes enthaltenden Factors vermissen lässt, also auf einer mangelhaften empirischen Analyse beruht, und weil sie zweitens über die nahen Beziehungen der verschiedenen Gefühlsformen unter einander und mit den zusammengesetzten Gemüthsbewegungen gar keine Rechenschaft gibt. Die schädlichen Folgen dieser Vermengung der Begriffe verrathen sich denn auch in den vagen, meist mit allerlei willkürlichen Hypothesen untermischten Vorstellungen, die sich in dem Capitel über das Gemeingefühl und in den physiologischen Erörterungen über die Gefühle überhaupt vorzufinden pflegen. Um dieser Vermengung von Empfindung und Gefühl nach Möglichkeit zu steuern, wollen wir daher im Folgenden grundsätzlich das Wort »Gefühlssinn« vermeiden und uns statt desselben des solchen Missverständnissen nicht ausgesetzten Wortes »Tastsinn« bedienen. Wo sich der Ausdruck »Gemeingefühl« als nützlich erweist, da sollen aber unter ihm stets nur wirkliche Gefühle in dem oben definirten psychologischen Sinne verstanden werden, wogegen wir die entsprechenden begleitenden Elemente der etwa mit solchen Gemeingefühlen verbundenen Vorstellungen entweder als »innere Tastempfindungen«, wenn auf die qualitative Verwandtschaft mit den Tastempfindungen der äußeren Haut hingewiesen werden soll, oder aber als »Gemeinempfindungen« bezeichnen werden, wenn die Beziehung zu dem Gemeingefühl in Frage kommt.

b. Allgemeine Unterschiede der Empfindungen und Gefühle.

Indem wir in diesem Abschnitt die beiden genannten Elemente des Seelenlebens, die Empfindungen und die einfachen Gefühle, in dem oben festgestellten Sinne in ihren Beziehungen zu einander und in ihren sie unterscheidenden Eigenschaften untersuchen, bildet nun die Betrachtung der Empfindungen den naturgemäßen Ausgangspunkt, nicht bloß deshalb, weil die Entstehungsbedingungen und allgemeinen Verhältnisse derselben deutlicher erkennbar und der Analyse zugänglicher sind, sondern

auch weil sie vermöge ihrer psychologischen Eigenschaften ohne Schwierigkeit unabhängig von den begleitenden Gefühlen erforscht werden können, während bei diesen eine analoge Abstraction von den Empfindungen undurchführbar sein würde. Denn zur willkürlichen Erzeugung bestimmter Gefühle, wie eine solche bei der experimentellen Analyse derselben stattfinden muss, ist stets die Einwirkung irgend welcher Empfindungsreize erforderlich. Auch verräth sich der Vorzug, der in dieser Beziehung den Empfindungen für die äußere Ordnung der Untersuchungen zukommt, schon darin, dass die physischen Bedingungen derselben zu einem wichtigen Theil in der Organisation der äußeren Sinneswerkzeuge verhältnissmäßig klar vor Augen liegen, wogegen die physischen Begleiterscheinungen der Gefühle wesentlich centraler Natur sind und in Anbetracht ihrer verwickelten Beziehungen auf die schwierigsten Probleme der centralen Nervenphysiologie zurückführen. Vor allem aber zeigen die Empfindungen in ihren psychischen Eigenschaften ein wesentlich einfacheres Verhalten, da wir bei allen Empfindungen, so verschieden sie als concrete Bewusstseinsinhalte sein mögen, lediglich Intensität und Qualität als ihre beiden unveräußerlich zusammengehörigen allgemeinen Eigenschaften unterscheiden können, indess den Gefühlen neben den intensiven und qualitativen Unterschieden zwei weitere Eigenthümlichkeiten gegenüber den Empfindungen zukommen: das ist erstens die allen Gefühlen eigene Bewegung in Gegensätzen, die sich in den gegensätzlichen Bezeichnungen ihrer Grundformen, wie Lust und Unlust, Erregung und Depression u. dergl., verräth; und zweitens die allgemeine Verwandtschaft der auf völlig abweichende objective Empfindungsinhalte bezogenen Gefühle. Ein Ton, eine Farbe, eine Wärme- oder Kälteempfindung u. s. w. sind ihrem objectiven Empfindungsinhalte nach unvergleichbar. Aber die subjectiven Gefühle, die sie begleiten, können einander verwandt oder entgegengesetzt sein, so dass nun auch die an sich disparaten Empfindungen durch diese begleitenden Gefühle in Beziehungen zu einander treten. Solche Beziehungen finden einerseits in Ausdrücken, wie »kalte und warme Farben«, »scharfe und helle Töne« u. s. w., anderseits in der Thatsache ihren Ausdruck, dass die reinen Gefühlsbezeichnungen, soweit sie sich in der Sprache ausgebildet haben, von den Benennungen der besonderen Empfindungsqualitäten völlig unabhängig gebraucht werden. So können alle möglichen Sinneseindrücke Lust oder Unlust erwecken oder erregend, deprimirend auf uns wirken. Darum sind es vor allem die Gefühlsfactoren unserer psychischen Erlebnisse, aus denen offenbar die mannigfachen Beziehungen und Verbindungen dieser Erlebnisse entspringen. Aber da diese Beziehungen doch ihrerseits die ganze Mannigfaltigkeit der Empfindungsinhalte des Bewusstseins voraussetzen, so bildet

auch in dieser Hinsicht die Analyse der Empfindungen die Grundlage für die bereits mehr die synthetische Untersuchung der Bewusstseinsvorgänge vorbereitende Analyse der Gefühle.

Hiernach ist den folgenden Betrachtungen ihr Weg vorgezeichnet. Wir gehen aus von den physischen Bedingungen der Empfindung. Daran schließt sich die Untersuchung derjenigen allgemeinen Eigenschaft, die wegen ihres übereinstimmenden Verhaltens die Beziehungen der verschiedenen Empfindungen zu einander sowie zu den Gefühlen am klarsten zum Ausdruck bringt, der Intensität der Empfindung. Dem folgt sodann als diejenige Eigenschaft, in der im Gegensatze hierzu die concrete Mannigfaltigkeit der Empfindungen wurzelt, die Qualität der Empfindung. Und hierauf endlich wird das Schlusscapitel dieses Abschnitts die Betrachtung der Gefühlselemente folgen lassen, als derjenigen Bewusstseinsinhalte, in denen sich jene Mannigfaltigkeit subjectiv wieder nach gewissen Hauptrichtungen ordnet. Auf diese Weise führt uns unser Weg gewissermaßen von außen nach innen: von den physischen Substraten der Empfindungen zu diesen selbst als den objectiven, und endlich von ihnen zu den Gefühlen als den subjectiven Elementen des Seelenlebens.

Während sich die Begriffe der Vorstellung und der Gemüthsbewegung, wie wir oben gesehen haben, von unabhängigen Ausgangspunkten aus zu den Bedeutungen entwickelten, die ihnen die heutige Psychologie anweist, verhält es sich wesentlich anders mit den beiden Elementarbegriffen Empfindung und Gefühl. Beide sind verhältnissmäßig junge Bildungen, und sie sind, das Gefühl als Ableitung aus dem Verbum »fühlen«, die Empfindung als eine solche aus »finden«, für das was man »in sich findet«, erst im Lauf des 17. Jahrhunderts in Aufnahme gekommen. Dabei sind zugleich beide Wörter ursprünglich Synonyma verschiedener deutscher Dialekte für denselben Begriff. Was der Mittel- und Niederdeutsche Gefühl nannte, bezeichnete der Oberdeutsche als Empfindung. Als dann das Neuhochdeutsche beide Wörter recipirte, mag der Umstand, dass man sich bei der Empfindung noch der eigentlichen Bedeutung des »insichfindens« erinnerte, während das Verbum fühlen umgekehrt auf das äußere Fühlen oder Tasten mit der Hand bezogen wurde, die Ursache gewesen sein, dass sich in der neuhochdeutschen Schriftsprache beide Bedeutungen zunächst in dem Sinne differenzirten, dass die Empfindung einen mehr innerlichen, geistigeren, das Gefühl einen sinnlicheren, von äußeren Bedingungen abhängigen Seelenzustand bezeichnete[1]. Doch wirkte dem seit dem Anfang des 18. Jahrhunderts einigermaßen der Umstand entgegen, dass seit CHR. WOLFF das Wort Empfindung auch als Uebersetzung des lat. sensus,

[1] Vgl. die Art. Empfindung und Gefühl in GRIMMS Wörterbuch, Bd. 3, S. 43, Bd. 4, I, S. 2167 ff. R. HILDEBRAND meint im letzteren Art., die Empfindung könne zu ihrer geistigeren Bedeutung möglicher Weise auch dadurch gelangt sein, dass man in Mittel- und Niederdeutschland das aus dem Oberdeutschen eingeführte, also fremdere Wort gewissermaßen als das vornehmere empfand.

sensatio, also, im Gegensatze zu jener geistigeren Auffassung, vielmehr umgekehrt zur Bezeichnung der durch die Einwirkungen äußerer Reize auf die Sinnesorgane erzeugten Bewusstseinsvorgänge, also im Sinne der »impressions« der englischen Associationspsychologie, verwendet wurde, — woraus nicht nur in der auf Wolff folgenden Generation die oben (S. 349) erwähnte Gegenüberstellung der Empfindungen und der Vorstellungen hervorging, sondern schon bei Wolff die heutige Unterscheidung der Empfindungen und Gefühle sich vorbereitete[1]. Entscheidend hat dann unter den aus Wolffs Schule hervorgegangenen Psychologen des 18. Jahrhunderts J. N. Tetens gewirkt, indem er zu dem Erkenntniss- und Begehrungsvermögen Wolffs das Gefühlsvermögen hinzufügte[2]. Von ihm aus ist dieser Begriff zugleich mit dem der Lust- und Unlustgefühle auf Kant[3] und auf die ganze spätere Entwicklung der Psychologie übergegangen, so dass dieser neue, subjective Begriff zugleich mit der Beschränkung der Grundformen der Gefühle auf Lust und Unlust, d. h. mit der Auffassung, die wir heute kurz als die »Lust-Unlusttheorie« bezeichnen, Wurzel fasste. Doch treten daneben frühe schon gelegentlich Versuche hervor, den Begriff Gefühl in der ihm durch diese Entwicklung gegebenen Richtung in dem Sinne zu erweitern, dass er die Gesammtheit der subjectiven, nicht auf Objecte bezogenen Zustände des Bewusstseins umfasst[4]. Auf diese psychologischen Versuche einer Weiterbildung und Vertiefung des Begriffs ist dann wohl die Entwicklung, die derselbe indessen in der allgemeinen Litteratur und in der Philosophie erfahren hatte, nicht ohne Einfluss gewesen. Hier hatte sich nämlich unter dem Einfluss der Sturm- und Drangperiode und ihrer Nachwirkungen in der Romantik ein ähnlicher Umschwung vollzogen, wie er bei dem verwandten Begriff des Gemüths eingetreten war. Offenbar ging aber in diesem Fall der Bedeutungswandel zunächst von der Beziehung des Gefühls auf den allgemeinen Sinn, den Tast- oder, wie er damals allgemein genannt wurde, den »Gefühlssinn«, aus, während ihm zugleich die höhere Werthung, die in der Litteratur von Sturm und Drang die sinnliche Natur des Menschen erfuhr, begünstigend entgegenkam. Es trat so eine völlige Umkehrung der seitherigen Begriffswerthe ein, indem der Begriff des Gefühls im Contrast zu dem der Empfindung immer mehr vertieft wurde. Neben Herder und Goethe, der auch hier unter dem Einflusse Herders steht, sind es namentlich die Vertreter der »Glaubens- und Gefühlsphilosophie«, ein Hamann und Fr. H. Jacobi, die dieser neuen Werthung des Wortes zum Durchbruch verhelfen[5], und von denen aus sie dann auf die nachkantische Philosophie übergeht, wo insbesondere Fichte das Gefühl als das Ursprünglichere, das die eigenste Natur des Menschen

[1] Wolff, Vern. Gedanken von Gott, der Welt u. s. w. I, § 225: »In den Empfindungen können wir nichts nach unserem Gefallen ändern, sondern wir müssen sie annehmen, wie sie kommen. Ein Ton mag mir angenehm oder beschwerlich sein, so bleibt er, wie er ist.«

[2] Joh. Nic. Tetens, Philosophische Versuche über die menschliche Natur. 1776—77. Ueber Tetens' Stellung in der Psychologie vgl. Max Dessoir, Geschichte der neueren deutschen Psychologie², Bd. 1, 1901, S. 333 ff.

[3] Kant, Anthropologie, 2. Buch: »vom Gefühl der Lust und Unlust«.

[4] Vgl. z. B. Ed. Beneke, Psychologische Skizzen, Bd. 1, 1825, S. 3 ff. Lehrbuch der Psychol. 7. Cap. 1833.

[5] Für die Rückwirkung auf die Psychologie ist es wohl bezeichnend, dass Beneke den ersten, die Gefühle behandelnden Theil seiner »Psychologischen Skizzen« den Manen Fr. H. Jacobis gewidmet hat.

ausmache, die Empfindung als ein Secundäres, mehr äußerliches bezeichnet[1]. Indem nun aber daneben die Ausdrücke fühlen für tasten, Gefühlssinn für Tastsinn, Gemeingefühl für Körperempfindungen erhalten blieben und sich zum Theil sogar noch mehr befestigten, während nicht minder die Gegenüberstellung von Empfindung und Vorstellung im Sinne von Sinneseindrücken und Erinnerungsbildern fortwirkte, wurde durch diese ganze Entwicklung der Begriffe jene beispiellose Verwirrung der Terminologie erzeugt, unter der wir theilweise noch heute leiden. Auf der einen Seite verstand man und versteht man nicht selten noch gegenwärtig unter dem Gefühl eine specielle Art von Empfindungen, nämlich eben die Tast- und die ihnen verwandten Organempfindungen; auf der andern Seite bringt man die Gefühle als die innerlichsten, subjectivsten Zustände in einen Gegensatz zu den von äußeren Reizen herrührenden Empfindungen. Diese aber werden bald den Vorstellungen bald den Gefühlen gegenübergestellt, und letzteres wieder in entgegengesetztem Sinne: entweder als ein mehr objectiver, äußerlicher oder umgekehrt als ein subjectiver, geistigerer Bewusstseinsinhalt. Dass die Psychologie auf ihrem Gebiet dieser Verwilderung des Sprachgebrauchs steuern muss, ist einleuchtend. Auch hat hier unverkennbar schon HERBART vorgearbeitet, so wenig auch die Motive seiner Terminologie und manche seiner Begriffsbestimmungen heute noch gelten können. Diese Motive waren bei ihm wesentlich metaphysischer Art. Da die Seele als ein absolut selbständiges Wesen nur ihre eigenen inneren Zustände empfinden soll, so verschwindet bei ihm nothwendig das Merkmal der Verursachung durch einen äußeren Eindruck; und da die Seele ein einfaches Wesen sein soll, so liegt es nahe, auch die Empfindung als einfache qualitative Bestimmtheit derselben zu fassen. Freilich greift dann aber diese Tendenz der metaphysischen Verinnerlichung auch auf den Begriff der Vorstellung über, die HERBART wohl vermöge ihres Zusammenhangs aus dem von der Associationsphilosophie geprägten vieldeutigen Begriff der »Idee« besonders geeignet fand, um den Fundamentalbegriff auch seiner Psychologie abzugeben. So wird ihm denn die Vorstellung zu dem letzten eigentlichen Gegenstand psychologischer Betrachtung, der für diese so zu sagen die der Metaphysik zugehörige Seele ablöste. Metaphysisch ist ihm die Vorstellung eine Selbsterhaltung der Seele gegen äußere Störungen; psychologisch ist sie der letzte, nicht mehr weiter zurück zu verfolgende Inhalt der Seele selbst. Demnach werden nun »einfache Vorstellung« und »Empfindung« für HERBART synonyme Begriffe. Die Gefühle aber wandeln sich, gleich den Begehrungen und andern Bestandtheilen der alten Vermögenspsychologie, in Processe um, die aus der Wechselwirkung der Vorstellungen hervorgehen und demnach ebenfalls rein innere, subjective Zustände der Seele sind[2]. Dass diese metaphysische Umdeutung der Begriffe an sich zur Klärung derselben beigetragen habe, lässt sich kaum behaupten. Wurde doch hier die Vorstellung in dem eigenthümlichen Grenzbegriff der »einfachen Vorstellung« ihres charakteristischen Merkmals, als ein dem Subject gegenübergestelltes Object gedacht zu werden, überhaupt verlustig. Nicht minder wurde das Gefühl seiner unmittelbar gegebenen empirischen

---

[1] FICHTE, Werke, Bd. 1, S. 289, 339 u. a.: »Nur das fremdartige wird gefunden (empfunden); das ursprüngliche (als Gefühl) im Ich gesetzte ist immer da.«

[2] HERBART, Werke, herausgeg. von HARTENSTEIN, Bd. 5, S. 53 ff., 500 ff., Bd. 6, S. 68 ff. VOLKMANN, Lehrbuch der Psychologie[2], Bd. 1, 1875, S. 213 ff.

Eigenschaften beraubt und wiederum der metaphysischen Theorie zu Liebe in eine der Erfahrung direct widersprechende Stellung zu der Empfindung gebracht, indem es als ein Verhältniss zwischen Vorstellungen gedeutet wurde. So sehr aber auch HERBART die Grundbegriffe der Psychologie metaphysisch verflüchtigte, so blieb es doch ein Gewinn, dass man sich nun daran gewöhnte, die alten Begriffe der Vorstellung, der Empfindung, des Gefühls von den außerhalb des psychologischen Beobachtungsfeldes liegenden Elementen logischer Reflexion über ihre Ursachen oder Wirkungen zu befreien, die Frage also, ob die Empfindung durch einen äußeren Reiz bedingt, ob die Vorstellung ein bloßes Erinnerungsbild sei oder nicht, ob das Gefühl einen dem Körper oder der Seele nützlichen oder schädlichen Zustand anzeige u. dergl., als Momente anzusehen, welche die Psychologie an sich nichts angehen.

Vielfach noch schwankender als in Deutschland ist die psychologische Terminologie der Fundamentalbegriffe in der französischen und der englisch-amerikanischen Litteratur. Im ganzen aber sucht man in der französischen Psychologie die Ausdrücke sensation für Empfindung, sentiment für Gefühl, émotion für Gemüthsbewegung (auch vie affective im Sinne von Gemüth), idée für Vorstellung, und in der englischen die zum Theil übereinstimmenden sensation, feeling, emotion (auch affective process, affective state = Stimmung), idea allmählich in analoger Weise wie die entsprechenden deutschen Wörter von Nebenbedeutungen, die außerhalb des Gesichtskreises der Psychologie selbst liegen, zu befreien. Doch ist dabei namentlich das Wort idée, idea wegen seiner mannigfachen Verwendung (für Begriff, Gedanke u. s. w.) der Missdeutung ausgesetzt[1].

Wie die Anwendung der beiden Elementarbegriffe Empfindung und Gefühl, sowie der andern Vorstellung und Gemüthsbewegung für die entsprechenden zusammengesetzten Processe, in der Psychologie noch nicht überall durchgedrungen ist, so begegnet übrigens auch die dieser Terminologie zu Grunde liegende Auffassung des Seelenlebens als eines Zusammenhangs von Processen, der sich in reine Empfindungen und einfache Gefühle als seine Elemente zerlegen lasse, noch gelegentlich dem Widerspruch. Man bezeichnet es als einen wesentlichen Charakterzug des psychischen Lebens, dass es ein ungemein zusammengesetztes, dabei aber untheilbares und fortwährend sich veränderndes Ganzes sei, ein »Strom von Gedanken«, der keiner Analyse stille halte, und der, wenn eine solche Analyse trotzdem versucht werden sollte, eben dadurch in seiner Eigenart zerstört werde[2]. Derselbe Gedanke in anderer, abstracterer Wendung wird

[1] Zur französischen Terminologie vgl. RIBOT, Psychologie des sentiments, 1896. BOURDON, L'expression des émotions et des tendances, 1893. SAVESCU, Die Gefühlslehre in der neuesten französischen Psychologie. Diss. Leipzig. 1900. Zur englischen Terminologie E. B. TITCHENER, Amer. Journal of Psychology, Vol. 7, 1895, p. 78. CH. H. JUDD, Outlines of Psychology by W. WUNDT. 1897. Glossary.

[2] W. DILTHEY, Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie. Sitzungsberichte der Berliner Akademie. 1894. Nr. LIII, S. 73. W. JAMES, Psychology. Vol. 1, 1890, p. 224 ff. Freilich lässt sich der letztere Autor dadurch von einer Zerlegung jenes »stream of thought« in seine Bestandtheile nicht abhalten, wie denn ja überhaupt kaum einzusehen ist, wie eine psychologische Untersuchung, mag sie auch noch so sehr rein descriptiv verfahren, ohne irgend welche Analyse auskommen wollte. Immerhin hat die Opposition gegen die analytische Methode bei JAMES den Erfolg, dass er von dem bei der Befolgung dieser Methode geforderten Princip, in der Analyse der Thatsachen bis zu den letzten, nicht weiter zerlegbaren Elementen fortzuschreiten, keinen Gebrauch macht.

dann auch wohl in der Form vorgetragen, dass das »Bewusstsein« eine untheilbare Einheit sei, zu der jeder einzelne psychische Vorgang nur eine besondere Bestimmung enthalte, weshalb nun aber auch eine solche Bestimmung isolirt betrachtet gar keine Wirklichkeit habe, sondern lediglich Product einer Abstraction von dem sei, was allein den eigentlichen Inhalt der Psychologie ausmache, von dem Bewusstsein selbst[1]. Nun kann gewiss nicht bestritten werden, dass das seelische Leben, wie das auch oben betont wurde, ein zusammengesetztes und fortwährend fließendes, in keinem Moment unserer Betrachtung stille haltendes Geschehen ist. Daraus ist aber in Wahrheit nur zu schließen, dass eine Analyse dieses zusammengesetzten Geschehens in seine einzelnen nach zeitlichen und sonstigen Bedingungen zu sondernden Elemente um so dringender gefordert wird. Denn es gibt überhaupt keinen andern Weg zur Erkenntniss des Zusammengesetzten als seine Analyse, und keine andere Methode zur genaueren Verfolgung stetig veränderlicher Vorgänge als eben die, dass man zunächst von dem Fluss des Geschehens abstrahirt, um vor allen Dingen die einzelnen Momente, aus denen er sich zusammensetzt, für sich kennen zu lernen. Naturgemäß kann aber der synthetische Theil der psychologischen Aufgaben, das Problem, nach welchen Gesetzen sich die complexen Vorgänge bilden und verändern, überhaupt erst gelöst werden, wenn jene analytische Untersuchung erledigt ist. Mit demselben Rechte, mit dem man die psychologische Analyse verwirft, könnte man also die analytische Mechanik angreifen, weil sie die wirkliche Bewegung eines Körpers in Componenten zerlegt, obgleich nach den Raumcoordinaten, nach denen diese Componenten geordnet werden, gar keine wirklichen Bewegungen stattfinden; oder man könnte den Physiker tadeln, weil er es unternimmt, für jeden einzelnen Punkt eines fallenden Körpers die Geschwindigkeit zu ermitteln, da doch diese Geschwindigkeit schon im nächsten Augenblick eine andere geworden ist. Setzen sich demnach jene Einwände mit den einfachsten Grundsätzen wissenschaftlicher Methodik in Widerspruch, so ist nicht minder die weitere meist mit dieser Bekämpfung der psychologischen Analyse verbundene Behauptung hinfällig, die letztere »atomisire« das Seelenleben, sie setze an die Stelle der wirklichen Thatsachen Fictionen, die ebenso bestreitbar seien, wie die Atome der Physiker; und wie sich sehr wohl eine Physik ohne diese hypothetischen Elemente denken lasse, so müsse daher auch eine Psychologie ohne jenen Rückgang auf einfache Empfindungen und Gefühle möglich sein. Denn diese Behauptung beruht auf einer Verwechslung der empirischen Elementarbegriffe, mit denen es die Psychologie überhaupt vermöge der Natur ihrer Aufgaben allein zu thun hat, mit den metaphysischen Elementarbegriffen, die in die Hypothesen über das Wesen der Materie eingehen. Was sich mit dem Atombegriff auf psychologischer Seite wirklich in Analogie bringen ließe, das ist die transcendente metaphysische Seelensubstanz, zu der sich gerade die Gegner der sogenannten »psychologischen Atomistik« nicht selten bekennen. Mit dieser Seelensubstanz oder mit ähnlichen metaphysischen Begriffen hat es aber die psychologische Analyse nicht im mindesten zu thun. Wenn überhaupt etwas auf naturwissenschaftlicher Seite den psychischen Elementen analog genannt

sondern willkürlich die Grenzen bestimmt, die er in der Zerlegung des Zusammengesetzten einzuhalten wünscht.

[1] J. Rehmke, Allgemeine Psychologie. 1894. S. 144 ff.

werden kann, so sind dies daher nicht die Atome, sondern etwa in der Physik die Componenten oder die momentanen Geschwindigkeiten oder Beschleunigungen einer Bewegung, in der Physiologie die einfachen Sinnesempfindungen, wie der einfache Ton, die einfache Farbe u. s. w., wobei zugleich die letztere Analogie hier um so näher liegt, weil diese Elementarbegriffe in der That der Physiologie und der Psychologie gemeinsam angehören, nur dass sie von beiden unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden: von der Physiologie als Symptome bestimmter physischer Sinnesvorgänge, von der Psychologie als unmittelbare, aber nicht weiter zerlegbare Bestandtheile der erlebten Wirklichkeit. Die Behauptung endlich, dass eine Empfindung oder ein Gefühl nur als »Bestimmtheit des Bewusstseins« Gegenstand der Psychologie sei, hat nur dann eine Berechtigung, wenn damit gemeint ist, die unmittelbare subjective Natur dieser Bewusstseinsinhalte, nicht was wir etwa als ihre objectiven, außerhalb des Bewusstseins liegenden Bedingungen voraussetzen mögen, sei der eigentliche Gegenstand der psychologischen Betrachtung. Dagegen hat jene Behauptung ganz und gar keine Berechtigung, wenn damit gemeint sein sollte, das Bewusstsein und sein Inhalt seien verschiedene Bestandtheile der von uns erlebten Wirklichkeit, und nicht vielmehr das erstere nur ein zusammenfassender Begriff für diese Wirklichkeit selbst. Sobald die Psychologie das Bewusstsein zu einem selbständigen Inhalt der innern Erfahrung erhebt, so löst sie daher die Wirklichkeit in Reflexionsbegriffe auf, woraus sich dann als weitere Consequenz zu ergeben pflegt, dass die psychologische Aufgabe überhaupt nicht in der Feststellung von empirischen Thatsachen und ihren Beziehungen zu einander, sondern in der Definition von Begriffen und Wörtern gesehen wird[1].

Neben der Ansicht, der Begriff psychischer Elemente sei überhaupt unzulässig, findet sich schließlich in der neueren Psychologie wohl häufiger noch eine andere vertreten, welche allein die Empfindungen, nicht aber die Gefühle als Elemente anerkennt. Auf der einen Seite stützt sich diese Auffassung auf den Intellectualismus HERBARTS mit seinen einfachen Vorstellungen oder Empfindungen. Auf der andern Seite ist sie von der Sinnesphysiologie beeinflusst, die eine begreifliche Neigung besitzt, alle möglichen seelischen Vorgänge einseitig nach dem Muster der von ihr allein näher untersuchten Sinneswahrnehmungen zu deuten und sie demnach in Empfindungen oder deren Erinnerungsbilder zu zerlegen. Unterstützend wirkt dabei noch die in der Physiologie nun einmal eingerissene Vermengung der Begriffe Empfindung und Gefühl. Demnach erheben die Psychologen, die von diesen beiden Seiten her ihre Anregungen empfangen, zwar im allgemeinen energisch die Forderung psychologischer Analyse. Aber sie verbinden diese Forderung zugleich mit der andern, dass es nur eine Art psychologischer Elemente gebe, nämlich eben die ursprünglich stets aus der Reizung bestimmter sensibler Nerven oder ihrer peripheren Endigungen entstehenden Empfindungen. Theils wird diese Forderung ausdrücklich als ein Dogma, von dem die Psychologie auszugehen habe, theils aber auch als ein Ergebniss unmittelbarer Selbstbeobachtung bezeichnet[2]. Die Stellung, die man dabei den Gefühlen gibt, ist übrigens keine

---

[1] Vgl. hierzu speciell mit Rücksicht auf den Begriff des Bewusstseins Abschn. V.

[2] TH. ZIEHEN, Physiologische Psychologie[5], S. 22. MÜNSTERBERG, Die Willenshandlung. 1888, S. 62. Ueber Aufgaben und Methoden der Psychologie. Schriften der Ges. für psych. Forschung, Bd. 1, S. 133, 164. Vgl. dazu meine Abhandlungen: Ueber psychische

ganz eindeutige. Zuweilen werden sie als eine besondere Nebenqualität, als der sogenannte »Gefühlston« gewisser Empfindungen, namentlich der Organempfindungen, angesehen. Die consequentere Auffassung erklärt sie jedoch selbst für Empfindungen gewisser innerer Organe, namentlich auch der Muskeln. Näher auf diese Hypothesen kann erst bei der Betrachtung der Gefühlselemente des Bewusstseins eingegangen werden[1]. Hier sei, um das Recht der an die Spitze dieses Capitels gestellten Unterscheidung zweier psychischer Elemente, der Empfindungen und der Gefühle, vorläufig zu begründen, nur hervorgehoben, dass weder jenem als selbstverständlich hingestellten Dogma von der Gleichartigkeit der psychischen Elemente irgend eine überzeugende Kraft beiwohnt, noch auch die Behauptung, in der Selbstbeobachtung seien nur Empfindungen bestimmter Organe als die Elemente des Seelenlebens anzutreffen, durch die unbefangene Auffassung der Bewusstseinsvorgänge bestätigt wird, noch weniger also sich, wie das zu geschehen pflegt, vor jeder eingehenderen Untersuchung der Deutung der Thatsachen zu Grunde legen lässt. Wohl aber hat der Satz von der Zerlegbarkeit aller Bewusstseinsinhalte in Vorstellungen und dieser wieder in Empfindungen deshalb von vornherein eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich, weil sich das vorstellende Subject im allgemeinen von seinen auf Objecte bezogenen Vorstellungen unterscheidet, so dass die Annahme verschiedenartiger Elemente, die dieser unser gesammtes Seelenleben durchziehenden Beziehung der Objecte auf ein Subject zu Grunde liegen, an sich näher liegen dürfte. Noch bedenklicher steht es endlich mit der empirischen Begründung jener Behauptung. Hier vermag die Einheitshypothese weder von der Thatsache, dass Gefühle von höchst gleichartiger Beschaffenheit mit ganz verschiedenen Empfindungen, z. B. mit Ton- und Lichtempfindungen, noch von der andern, dass sehr zusammengesetzte Bewusstseinsinhalte mit Gefühlen verbunden sind, die in denselben Grundformen wie die bei einfachen Empfindungen beobachteten auftreten, irgend zureichende Rechenschaft zu geben. Um für diesen einheitlichen Charakter des Gefühlslebens ein Substrat zu gewinnen, wird daher meist irgend eine hypothetische Gemeinempfindung eingeführt, auf die man dann alle jene Eigenschaften der Gefühle, die allzu offenkundig sind, als dass sie sich wegleugnen ließen, überträgt. Dabei steht aber diese angebliche Selbstbeobachtung wiederum unverkennbar unter der suggestiven Herrschaft eben des Dogmas, dass sich der gesammte Bewusstseinsinhalt ausschließlich in Empfindungen zerlegen lasse. Dieses Dogma beeinflusst die Beobachtung um so wirksamer, da es sich bei ihm in Wahrheit nirgends um eine experimentelle Analyse der Bewusstseinsvorgänge, sondern lediglich um »reine Selbstbeobachtungen« mit der ganzen Unzuverlässigkeit, die diesen anhaftet, handelt. Als die eigentliche Quelle jenes Dogmas erweist sich daher schließlich das bekannte, in der Philosophie längst als unhaltbar erkannte Princip der sensualistischen Erkenntnisstheorie, nach welchem das Bewusstsein mit allem was es in sich schließt ein unmittelbares und ausschließliches Erzeugniss der Sinneseindrücke sein soll[2].

Causalität, Philos. Stud., Bd. 10, S. 1 ff., und: Zur Lehre von den Gemüthsbewegungen, ebend. Bd. 6, S. 335 ff.

[1] Vgl. unten Cap. XI.

[2] Zur Geschichte und Kritik dieses erkenntnisstheoretischen Princips vgl. meine Einleitung in die Philosophie. S. 288.

Achtes Capitel.

Physische Bedingungen der Empfindung.

1. Allgemeines über Reiz und Empfindung.

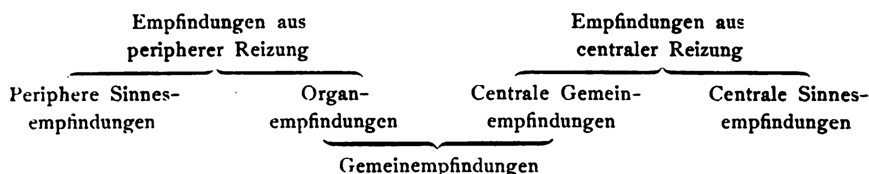
Die physischen Bedingungen, unter denen wir regelmäßig Empfindungen entstehen sehen, bezeichnen wir als die Empfindungsreize, wobei wir von dem Begriff des Reizes in jener allgemeinen, keinerlei Voraussetzungen über die Natur und Wirkungsweise der Reize enthaltenden Bedeutung Gebrauch machen, zu welcher sich derselbe in der neueren Physiologie entwickelt hat[1]. Diese Empfindungsreize sind nun entweder Vorgänge der Außenwelt, die auf die Sinnesorgane einwirken, oder Zustandsänderungen, die im Organismus selbst entstehen. Man unterscheidet daher äußere und innere Empfindungsreize und bezeichnet speciell die ersteren als Sinnesreize. Auch in den Sinnesorganen können sich aber neben den äußeren innere Reize entwickeln, die in den Structurbedingungen oder in Zustandsänderungen der Organe ihre Ursache haben. Solche entstehen z. B. in Auge und Ohr durch plötzliche Aenderung des Drucks, dem die empfindenden Flächen ausgesetzt sind, in der Haut durch die wechselnde Erfüllung mit Blut und damit verbundene Temperaturänderungen. Ausschließlich inneren Reizen zugänglich sind im allgemeinen Theile des Körpers, die durch ihre Lage directen äußeren Einwirkungen entzogen sind. Dabei ist aber durchweg die Reizbarkeit dieser inneren Organe eine geringere: es entstehen in ihnen entweder überhaupt nur unter abnormen Verhältnissen, in Folge pathologischer Reize, deutliche Empfindungen, oder die im normalen Zustand vorhandenen sind so schwach, dass sie der Beobachtung leicht entgehen. Alle diese Empfindungen innerer Theile fassen wir unter dem Namen der Gemeinempfindungen zusammen, weil von ihnen hauptsächlich das sinnlich bestimmte subjective Befinden oder das Gemeingefühl des Körpers abhängt.

Unter den Empfindungen aus innerer Reizung nehmen diejenigen, die in den nervösen Centralorganen entstehen, eine wichtige Stelle ein. Sie lassen sich wieder in zwei Gruppen sondern. Die erste umfasst Empfindungen, die als Regulatoren gewisser vegetativer Verrichtungen eine wichtige Rolle spielen, wie die Empfindungen des Athmens in ihren verschiedenen Graden und Stadien, die Hunger- und Durstempfindungen.

[1] Vgl. oben Cap. III, S. 50.

Man rechnet sie, da sie in verschiedenen Organen localisirt werden, ebenfalls zu den Gemeinempfindungen. Auch verbinden sich mit ihnen wohl immer solche Empfindungen, die aus der Erregung der peripheren Organe selbst entspringen. Die zweite Gruppe centraler Empfindungen sind diejenigen, die durch die unmittelbare Reizung centraler Sinnesflächen bedingt sind. Hierher gehören die in die Erinnerungsbilder eingehenden Empfindungen, die in der Regel durch ihre geringe Intensität sich auszeichnen, zuweilen aber, bei abnorm gesteigerter Reizbarkeit der Sinnescentren, bei den sogenannten Hallucinationen, den durch äußere Reize verursachten Empfindungen gleichkommen können. Wir bezeichnen sie als die centralen Sinnesempfindungen.

Nach ihren Beziehungen zu den Reizungsvorgängen können demnach alle Empfindungen folgendermaßen classificirt werden:



Die äußern Reize, die auf die Sinnesorgane einwirkend periphere Sinnesempfindungen hervorrufen, lassen sich, wie alle Naturvorgänge, als Bewegungserscheinungen irgend welcher Art auffassen. Nur bestimmte Bewegungen besitzen aber die Eigenschaft, Sinnesreize zu sein, und unter diesen gibt es einzelne, die wiederum bloß auf bestimmte Sinnesorgane erregend wirken können. Man unterscheidet daher allgemeine und besondere Sinnesreize. Wie es scheint, können vier Arten von Bewegung unter geeigneten Umständen von mehreren Sinnesorganen aus Empfindung hervorbringen: 1) mechanischer Druck oder Stoß, 2) Elektricitätsbewegungen, 3) Wärmeschwankungen und 4) chemische Stoffbewegungen (Verbindungen und Zersetzungen). Jeder dieser Bewegungsvorgänge muss eine gewisse Intensität und Geschwindigkeit besitzen, wenn er zum Reize werden soll. Die Eigenschaft, allgemeine Sinnesreize zu sein, verdanken aber die genannten Bewegungen dem Umstande, dass sie direct in der Nervenfaser selbst den Reizungsvorgang auslösen können; auch wirken sie nicht bloß auf die Sinnesorgane und Sinnesnerven, sondern auf alle, auch auf motorische und secretorische Nerven als Reize. Hiervon unterscheiden sich die besonderen oder specifischen Sinnesreize dadurch, dass jeder derselben ein besonderes Sinnesgebiet zum Angriffspunkte hat. Vorzugsweise für zwei Sinnesorgane gibt es solche specifische Sinnesreize: für das Gehörorgan der Schall, für das Auge das Licht. Das Tast-, Geschmacks- und Geruchsorgan vermitteln,

das erste die Empfindungen mechanischer und thermischer, die beiden letzteren solche chemischer Einwirkungen, so dass die specifischen Reize dieser Sinnesgebiete zugleich zu den allgemeinen Nervenreizen gehören. Doch um in so geringer Intensität zu wirken, wie es Druck, Wärme und Kälte auf die äußere Haut, gelöste und gasförmige chemische Stoffe aui die Geschmacks- und Geruchsschleimhaut thun, dazu bedarf es auch hier besonderer Einrichtungen. Unter diesen speciellen Bedingungen wird daher der allgemeine zum specifischen Sinnesreiz.

Vor allem ist es eine unter diesen Sinnesflächen des Körpers, die äußere Haut oder das Tastorgan, die theils wegen ihrer Ausdehnung, theils als die gemeinsame Grundlage für die Entwicklung der gesammten Sinnesfunctionen, den Charakter eines allgemeinen Sinnesorgans hat, gegenüber den Organen der Specialsinne. Die Empfindungen der äußeren Haut sind überdies den Gemeinempfindungen verwandt. Denn auch diese sind unbestimmte Druck- und Temperaturempfindungen, und bei größerer Intensität gleichen sie den Schmerzempfindungen des Tastorgans. Speciell den Druckempfindungen nähern sich aber namentlich diejenigen Gemeinempfindungen, die bei den Bewegungen der Tastorgane in den Gelenken, Sehnen und Muskeln entstehen. Sie lassen sich daher auch wegen ihrer Betheiligung an der Function des Tastens als innere Tastempfindungen den äußeren gegenüberstellen.

Wie bei jedem Bewegungsvorgang, so unterscheiden wir nun bei den Sinnesreizen Form und Stärke der Bewegungen. Von der Form der Bewegung ist die Qualität, von der Stärke die Intensität der Empfindung abhängig; und den größeren Unterschieden in der Form der Reizung entsprechen verschiedenartige oder disparate, den geringeren gleichartige Empfindungen. Allgemein nennen wir demnach disparat solche Empfindungen, zwischen denen keine stetigen Uebergänge vorkommen, und die deshalb für uns unvergleichbar sind. Disparat sind also die Empfindungen verschiedener Sinne, wie Licht-, Schall-, Geschmacksempfindungen. Dagegen sind die Empfindungen je eines der Specialsinne gleichartig, insofern man durch stetige Abstufungen des Reizes von jeder beliebigen Empfindung zu jeder beliebigen anderen des gleichen Sinnesgebiets in continuirlichem Uebergange gelangen kann. Nur der allgemeine Sinn, der Tastsinn, besitzt mehrere Empfindungsqualitäten: die Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindungen. Die äußere Bedingung dieser Verhältnisse liegt in der Beschaffenheit der Sinnesreize sowie in der verschiedenartigen Structur der Sinnesorgane. Unter den vielgestaltigen Bewegungsformen der äußeren Natur ist nur eine beschränkte Zahl im stande auf unsere Sinnesorgane zu wirken. Die Reize eines jeden Sinnes bilden aber im allgemeinen eine stetige Stufenfolge und erfüllen daher die für

die Gleichartigkeit der Empfindungen erforderliche Bedingung. Zwischen den Reizformen der verschiedenen Sinne finden sich dagegen keinerlei stetige Uebergänge, sondern es existiren zwischenliegende Bewegungsformen, durch die unsere Sinnesorgane nicht erregt werden.

Am deutlichsten lassen sich diese Verhältnisse bei denjenigen Sinnesreizen verfolgen, die auf schwingende Bewegungen zurückzuführen sind. Bei jeder schwingenden Bewegung können wir nämlich die Weite und die Form der Schwingungen unterscheiden. Unter der Schwingungsweite (Amplitude) versteht man die Raumentfernung, um die sich das Bewegliche bei jeder Schwingung aus seiner Gleichgewichtslage entfernt; unter der Schwingungsform die Curve, die es während einer gegebenen Zeit im Raume beschreibt.. Die Schwingungsform kann entweder eine periodische oder eine aperiodische sein. Periodisch ist eine Bewegung, die sich nach gleichen Zeitabschnitten in derselben Weise wiederholt; ist dies nicht der Fall, so nennt man die Bewegung aperiodisch. So ist z. B. Fig. 106 *A* eine aperiodische, *B* bis *D* sind periodische Schwingungen. Zwei periodische Schwingungsformen können nun entweder bloß dadurch von einander abweichen, dass bei sonst übereinstimmender Gestalt der Schwingungscurve die Geschwindigkeit der Schwingungen eine verschiedene ist, oder es kann die Geschwindigkeit übereinstimmen und die Gestalt der Curve abweichen, oder endlich es kann beides, Geschwindigkeit der Periode und Gestalt der Curve, verschieden sein. In *B* und *C* sind diese Fälle dargestellt. Die beiden Curven in *B* stimmen in ihrer Form überein, aber bei der punktirten Curve wiederholen sich die Perioden doppelt so schnell als bei der ausgezogenen. Mit der letzteren stimmt die Curve *C* hinsichtlich der Geschwindigkeit der Perioden überein, aber die sonstige Form weicht ab; von der punktirten Linie *B* unterscheidet sich *C* in beiden Beziehungen. Die Fig. *D* veran-

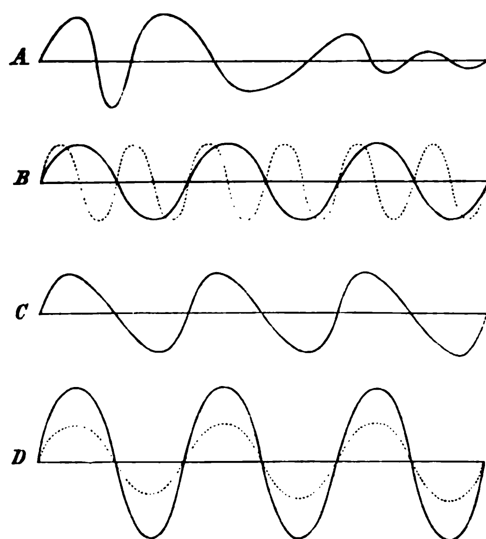


Fig. 106. *A* aperiodische Schwingungen. *B* bis *D* periodische Schwingungen: *B* und *C* Formunterschiede, *D* Amplitudenunterschiede.

schaulicht endlich auch noch das Verhältniss von Schwingungsweite und Schwingungsform. Die beiden Curven stimmen sowohl in der Geschwindigkeit der Perioden wie in der Form überein, aber die punktirte Curve hat eine geringere Schwingungsweite. Nun entspricht die Schwingungsweite der Intensität, die Schwingungsform der Qualität der Empfindung. Die wichtigsten Unterschiede der Schwingungsform bestehen aber in der verschiedenen Geschwindigkeit oder Wellenlänge der Schwingungen. Auf der letzteren beruhen daher die Hauptunterschiede der Empfindungsqualität. Schwingungen zwischen 10—14 und etwa 50000 in der Secunde empfinden wir als Töne, solche zwischen 450 und 785 Billionen als Licht oder Farbe. Zwischen beide schieben sich die Temperaturempfindungen ein, die noch über die untere Grenze der Lichtempfindungen herüberreichen, aber erst weit über der oberen Grenze der Schallschwingungen beginnen. Die Druck-, Geschmacks- und Geruchsreize liegen, da sie nicht auf regelmäßige schwingende Bewegungen zurückzuführen sind, außerhalb dieser Reihe. Sie lassen sich im allgemeinen als aperiodische Bewegungsvorgänge auffassen, wobei dann die Druckreize die untere Grenze der Reizbewegungen überhaupt bezeichnen, insofern bei ihnen schon eine einmalige Erschütterung die Empfindung auszulösen pflegt[1].

Alle jene äußeren Bewegungsformen, die wir hiernach auch als die physikalischen Sinnesreize bezeichnen können, erregen die Empfindung durch das Mittelglied einer innern Bewegung in den Sinnesapparaten, die wir die physiologische Sinnesreizung nennen wollen. Nur solche Bewegungen in der äußeren Natur sind Sinnesreize, denen in irgend einem Sinnesorgan Einrichtungen entsprechen, die eine Uebertragung der Bewegung, eine Umwandlung des physikalischen in einen physiologischen Reiz gestatten. Bei dieser Umwandlung kann nun offenbar eine mehr oder minder bedeutende Transformation der Bewegungen stattfinden. Doch besitzen wir von den Vorgängen der physiologischen Sinnesreizung, zu denen außer den Veränderungen in den Sinnesorganen auch diejenigen in den Sinnesnerven und in den sensorischen Central-

---

[1] Als einen Oberbegriff der Qualität hat HELMHOLTZ noch die Modalität der Empfindung unterschieden, indem er solchen Empfindungen, die stetige Uebergänge in einander darbieten, die gleiche, disparaten Empfindungen aber eine verschiedene Modalität zuschreibt (HELMHOLTZ, Physiol. Optik[2], S. 584). Blau und gelb sind also z. B. nach ihm Empfindungen von verschiedener Qualität, aber gleicher Modalität; eine Druck- und eine Lichtempfindung sind dagegen sowohl in ihrer Qualität wie in ihrer Modalität verschieden. Da einerseits die Modalitätsunterschiede nur höhere Grade von Qualitätsunterschieden sind, und da sich anderseits, wie die Entwicklungsgeschichte annehmen lässt, die sogenannten Modalitätsunterschiede wahrscheinlich aus relativ geringgradigen Qualitätsunterschieden differenzirt haben, so werde ich im Folgenden von diesem etwas scholastischen Begriff der Modalität keinen Gebrauch machen, sondern mich, wo es erforderlich ist die Discontinuität zwischen bestimmten Theilen des Empfindungssystems hervorzuheben, wie oben des Ausdrucks »disparate Qualitäten« bedienen.

organen gehören, erst eine verhältnissmäßig geringe Kenntniss. Ueber die Transformationen bei den einzelnen Formen der Sinneserregung sind daher bis jetzt nur Vermuthungen möglich, die sich theils auf die unten zu erörternden Structurverhältnisse der Sinnesorgane, theils auf die Eigenschaften der Empfindungen stützen, indess die eigentlichen physiologischen Vorgänge innerhalb der Nervenendigungen in den Sinnesorganen noch fast ganz unerforscht sind. Jene beiden Reihen von Thatsachen, die gegenwärtig allen unsern Schlüssen über die Umwandlung der physikalischen in die physiologischen Sinnesreize zu Grunde liegen, die anatomische und die physiologische, fallen aber naturgemäß der Untersuchung der einzelnen Sinnesgebiete zu, die uns im Folgenden beschäftigen wird. Nur ein Gesichtspunkt lässt sich hier schon als ein allgemeinerer hervorheben, der zu einer vorläufigen Sonderung der Gebiete nach dem allgemeinen Charakter jener Transformationen benützt werden kann. Dieser Gesichtspunkt ist den schon der unmittelbaren Beobachtung sich aufdrängenden Verschiedenheiten des zeitlichen Verlaufs der Sinneserregungen entnommen, wie sie in der verschiedenen Nachdauer der Empfindung nach der momentanen Einwirkung äußerer Reize sich aussprechen. Einen Anhalt für die Beurtheilung der Größe dieser Nachdauer gewinnt man durch Versuche, bei denen man möglichst momentane Eindrücke in rascher, aber beliebig variirbarer Zeitfolge auf die Sinnesorgane einwirken lässt und nun diejenige Grenze des Intervalls zwischen den Reizen bestimmt, bei welcher diese sich zu einer continuirlichen Empfindung verbinden. Diese Zeitgrenzen fand z. B. MACH:

beim Auge	= 0,0470 Sec.
beim Tastorgan (Druckreize)	= 0,0277 Sec.
beim Ohr	= 0,0160 Sec.[1]

Für Geruchs- und Geschmackssinn lassen sich wegen der besonderen Bedingungen der Reizeinwirkungen diese Intervallgrenzen nicht bestimmen. Man darf aber nach sonstigen Erfahrungen wohl annehmen, dass bei ihnen die Zeit die beim Auge gefundenen noch beträchtlich übertrifft.

Nun wird man im allgemeinen voraussetzen dürfen, dass in solchen Fällen, wo der Verlauf der Empfindung und demnach auch derjenige der ihr correspondirenden physiologischen Reizung mit der Dauer der äußeren physikalischen Reize annähernd übereinstimmt, die Transformation eine geringere sein werde. Mit Rücksicht hierauf lassen sich alle Sinnesempfindungen vorläufig in zwei Hauptclassen bringen:

[1] Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Math.-naturw. Cl. 2. Abth. Bd. 51. 1865, S. 142. Die obigen Zahlen haben übrigens nur die Bedeutung annähernder Durchschnittswerthe, da die betreffenden Zeiten, wie wir namentlich beim Ohr und beim Auge sehen werden, nach Intensität und Qualität der Reize beträchtlich variiren (Cap. XI, 3 und 4).

1) in die Empfindungen der mechanischen Sinne: so bezeichnen wir diejenigen Sinne, bei denen die physiologische Erregung in ihrem zeitlichen Verlauf ein ziemlich treues Abbild der äußern mechanischen Bewegung ist, welche auf die Endapparate der Sinnesorgane einwirkt: Drucksinn, Gehörssinn;

2) in die Empfindungen der chemischen Sinne: so wollen wir diejenigen Sinne nennen, bei denen der physiologische den physikalischen Reiz verhältnissmäßig lange überdauert, und wo daher eine tiefer greifende chemische Transformation wahrscheinlich ist: Geruchs- und Geschmackssinn, Gesichtssinn[1].

Durch diese Bezeichnungen soll nicht ausgeschlossen sein, dass sich nicht auch bei den mechanischen Sinnen chemische Vorgänge an der physiologischen Reizung betheiligen. Einen principiellen Unterschied bezeichnen ja die Ausdrücke mechanisch und chemisch ohnehin nicht, da auch die chemischen Vorgänge als Bewegungsvorgänge aufzufassen sind. Insbesondere aber die Reizungsvorgänge in den Sinnesnerven und Sinnescentren sind, wie wir in Cap. III gesehen haben, höchst wahrscheinlich durchgängig chemische Processe. Zunächst soll also jene Unterscheidung nur andeuten, inwieweit die zeitlichen Eigenschaften der äußern Reizform noch bei der physiologischen Reizung erhalten bleiben oder nicht. Daneben weisen aber allerdings auch die Structurverhältnisse einzelner Sinnesorgane, namentlich des Hör- und Sehorgans, darauf hin, dass bei den mechanischen Sinnen der äußere Sinnesapparat die physikalische Bewegung in einer relativ wenig veränderten Form auf die Sinnesnerven überträgt, während bei den chemischen Sinnen schon in den peripheren Sinneselementen eine Umwandlung in chemische Molecularbewegungen stattfindet, die dann erst als die eigentlichen physiologischen Sinnesreize auf die Nervenendigungen einwirken.

2. Entwicklung der Sinnesorgane und ihrer Functionen.

a. Allgemeine Entwicklung aus dem Hautsinnesorgan.

Unsere Kenntniss der Sinnesfunctionen im Thierreich stützt sich hauptsächlich auf die anatomische Vergleichung der äußern Sinnesapparate, der so viel als möglich die Beobachtung des Verhaltens der Thiere gegenüber den Sinnesreizen zu Hülfe kommen muss. Doch ist diese Beobachtung, besonders bei den niedereren Thieren, von großen Schwierigkeiten begleitet und daher noch eine sehr lückenhafte, so dass die

[1] Zu welcher dieser Gruppen die Temperaturempfindungen zu stellen seien, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Wir werden auf diese Frage bei der speciellen Untersuchung derselben zurückkommen.

anatomische Untersuchung unsere wichtigste Quelle bleibt. Sie lässt nun keinen Zweifel daran, dass die Empfindungen der höheren Organismen aus einer Differenzirung ursprünglich mehr gleichförmiger Sinneserregungen entstanden sind. Die Functionen des allgemeinen Sinnes, die Tast- und Gemeinempfindungen, erscheinen hierbei als der Ausgangspunkt der Entwicklung. Schon früher wurde bemerkt, dass bei den Protozoen, deren Leibesmasse aus Protoplasma besteht, sichtlich die contractile Substanz zugleich der Sitz der Empfindungen ist (S. 26, Fig. 2). Bei der Gleichartigkeit des Protoplasmas werden aber hier jedenfalls auch die Empfindungen als relativ gleichförmige vorauszusetzen sein, und wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äußeren Reize, welche die Protoplasmabewegungen anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen. Dies sind unter den normalen Lebensverhältnissen der Protozoen Druck-, Temperatur-, chemische und Lichtreize. Die beiden ersteren können nicht nur auf die Tastoberfläche des Thieres, sondern auf dessen ganze Leibesmasse einwirken. Die Tast- und Gemeinempfindungen scheinen also noch ungetrennt zu sein, während Druck und Temperatur bei der großen Verschiedenheit der Bewegungen, die sie am Protoplasma verursachen, bereits zu verschiedenen Empfindungen Anlass geben dürften. Wie solche Empfindungen elementarer organischer Wesen beschaffen sind, wissen wir freilich nicht. Jedenfalls aber werden wir dieselben nach Maßgabe der objectiven Reizwirkungen als subjective Zustände voraussetzen dürfen, die von der Beschaffenheit der Reizeinwirkungen abhängen und in diesem Sinne unseren eigenen Empfindungen analog sind.

Von den sogenannten specifischen Sinnesreizen scheinen Schalleindrücke, so lange sie nicht etwa durch ihre Stärke in Tasteindrücke übergehen, bei den Protozoen wirkungslos zu sein. Um so deutlicher reagiren die meisten dieser Wesen auf gewisse chemische Stoffe und auf Lichtreize. Dabei sind nun freilich wohl die Wirkungen, die durch eingreifendere chemische Reagentien hervorgebracht werden, vielfach durchaus als physikalisch-chemische Gerinnungs- oder Lösungsvorgänge zu deuten. In andern Fällen legen aber doch die Erscheinungen die Annahme einer eigentlichen Geschmacksreizung nahe; und zwar sind es nicht bloß die bewimperten Infusorien, bei denen die früher (S. 21) schon erwähnte Aufsuchung und Bevorzugung einer bestimmten Nahrung unmittelbar auf Geschmacksempfindungen hinweist; sondern auch gewisse bei Bakterien und andern einfachsten Protozoen oder ihnen gleichwerthigen Formelementen, wie Samenfäden, Schwärmsporen, Lymphkörpern, beobachtete, unter dem Namen der »Chemotaxis« beschriebene Bewegungen gleichen durchaus solchen Reactionen, die Bevorzugung oder Abscheu ausdrücken, und die wir bei den höheren Organismen nur als die Folgen von

Empfindungen kennen. So wirken auf Bakterien, Flagellaten und Volvocinen Pepton, Kalisalze (Fleischextract), Traubenzucker, Asparagin und andere Stoffe im allgemeinen anziehend, Säuren, Alkalien, Salzlösungen abstoßend ein[1]. Die Reactionen auf Lichtreize bestehen theils in lebhafteren Bewegungen, welche die Belichtung hervorbringt, theils aber auch darin, dass viele Protozoen das Licht aufsuchen, und dass sie gewisse Farben, wie Grün oder Roth, vor andern, z. B. Gelb oder Blau, bevorzugen, sich also in hellen oder grün, roth belichteten Räumen ansammeln. Diese Bewegungen mögen nun freilich zuweilen durch die Beschleunigung, die der respiratorische Gaswechsel unter dem Einfluss des Lichtes erfährt, oder durch Temperaturänderungen verursacht sein. Immerhin bleiben zahlreiche Fälle übrig, wo solche rein physikalische Bedingungen nicht nachweisbar sind und daher die Möglichkeit einer mit Empfindung verbundenen Lichtreaction wahrscheinlich wird[2]. Auch darf man wohl, wo die sonstigen Bedingungen die Annahme einer Empfindungsreizung durch Licht nahe legen, vermuthen, dass die rothen Pigmentflecken an bestimmten Stellen der Körperoberfläche mancher Infusorien Vorrichtungen zum Behuf der Lichtabsorption darstellen, die das umgebende Protoplasma für Licht empfindlicher machen, so dass diese Pigmentflecken als einfachste Sehorgane zu deuten sind. Auch dann würden sie aber freilich kaum als specifische Sehorgane im eigentlichen Sinne anzusehen sein, sondern lediglich als Punkte, denen die der gesammten Körperbedeckung eigene Lichtempfindlichkeit in gesteigertem Maße zukommt. Dies machen, abgesehen von den Symptomen der Lichtempfindlichkeit, welche die solcher Pigmentflecke entbehrenden Protozoen erkennen lassen, namentlich die unten zu erwähnenden Erscheinungen an augenlosen oder geblendeten Thieren von zusammengesetzter Structur wahrscheinlich. Auch ist es bemerkenswerth, dass verhältnissmäßig niedere, in ihren Eigenschaften den pflanzlichen Elementarorganismen nahe stehende Protozoen (Euglena, Distoma) sich durch Augenpunkte auszeichnen, während die bewimperten Infusorien, die sonst in ihrem ganzen Verhalten weit mehr den Charakter thierischer Wesen besitzen, jener Pigmentflecke entbehren, obgleich sie doch deutlich auf Lichtreize reagiren. Dabei beschränken sich diese Reactionen der Protozoen auf die oben erwähnten Erregungs- und Richtungseffecte, ähnlich wie sie auch an Elementartheilen, z. B. an den

[1] PFEFFER, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. 1, 1884, S. 363. Bd. 2. 1888, S. 582.

[2] TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 19, 1883, S. 387. Zur Beurtheilung der allgemeinen Frage der thermischen, chemischen und Lichteinwirkungen auf Elementarorganismen vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie[2], Bd. 2, S. 96 ff., und VERWORN, Allgemeine Physiologie[3], 1901, S. 448 ff.

Schwärmsporen der Algen, wahrzunehmen sind. Nirgends dagegen beobachtet man Erscheinungen, die auf eine eigentliche Gesichtswahrnehmung hinweisen. Die bewimperten Infusorien z. B., die sich durch ihre große Tastempfindlichkeit und lebhafte Beweglichkeit auszeichnen, weichen niemals den ihnen in den Weg tretenden Hindernissen aus. Nur durch den Tastsinn empfangen sie offenbar die Eindrücke, von denen die zweckmäßige Regulirung ihrer spontanen Bewegungen abhängt. Dieser über die andern Sinneseindrücke weitaus überwiegenden Bedeutung des Tastsinns entspricht es auch, dass die einzige deutlich erkennbare Weiterentwicklung der Sinnesfunctionen, die in der Classe der Protozoen zu beobachten ist, dem eigentlichen Tastorgane zukommt, das durch die Ausbildung eines Wimperkleides oder einzelner stärkerer Cilien in der Form sogenannter Ruderfüße die Hauptursache der vollkommeneren und specifisch thierischen Lebenseigenschaften der cilientragenden Infusorien ist. Dabei sind nicht nur die Cilien selbst empfindlichere, schon auf schwächere Tastreize reagirende Gebilde, sondern, indem jede Cilienbewegung als Reiz auf benachbarte Cilien einwirkt, kann sich ein anfangs beschränkter Reiz in kurzer Zeit dem ganzen Körper mittheilen. Auf diese Weise ist das Cilienkleid wahrscheinlich das erste Aequivalent eines zusammenhängenden Nervensystems, wobei jener indirecte Zusammenhang, den das centrale Nervensystem der Metazoen zwischen den einzelnen Organen vermittelt, hier durch die unmittelbare Einheit der bewegungs- und empfindungsfähigen Theile hergestellt wird.

Unter den zusammengesetzten Thieren oder Metazoen nähern sich die Cölenteraten durch die periphere, unmittelbar den Organen der Empfindung und Bewegung benachbarte Lage der Nervenelemente noch einigermaßen den Protozoen, bei denen die Bewegungs- und Empfindungsorgane weder von einander noch von besonderen, sie verbindenden centralen Gebilden geschieden sind. Beide Differenzirungen erscheinen dann aber als sich begleitende Vorgänge. Während sich nämlich einerseits contractile Elemente als unmittelbare Ausläufer von Nervenzellen aussondern, treten anderseits Fortsätze der letzteren mit Zellen der Körperbedeckung in Verbindung, die sich auf diese Weise in Sinneszellen umwandeln. So sind hier die Grundelemente der animalen Functionen zwar bereits räumlich geschieden, aber sie berühren sich so unmittelbar, dass auch die Nervencentren, von deren Ursprung aus der Körperbedeckung die Entwicklungsgeschichte noch der höheren Thiere und des Menschen Zeugniss ablegt, hier in der unmittelbaren Nähe dieser Stätte ihres Ursprungs verbleiben. Gleichwohl verbindet sich schon auf dieser Stufe die Scheidung der drei functionell einander ergänzenden Elemente der animalen Lebensvorgänge mit einer Differenzirung derjenigen unter

ihnen, mit deren Entwicklung die Steigerung der Functionen in erster Linie zusammenhängt: der Sinneselemente. Zwar fällt der überwiegende Theil dieser Entwicklung noch in den Bereich des eigentlichen Tastsinnes, der an vielen Körperstellen in Tentakeln und borstenartigen Fortsätzen Hülfsapparate besitzt, die, in ihrer Function den Cilien und Ruderfüßen der höheren Protozoen verwandt, durch den Reichthum der ihnen zuströmenden Nervenfibrillen die Bedeutung specifischer Tastorgane gewinnen. Werden diese sich auch kaum durch die Qualität der Empfindungen, so werden sie sich wohl um so mehr durch ihre viel feinere Empfindlichkeit vor den übrigen Theilen der Körperbedeckung auszeichnen. In engem Zusammenhang mit diesen besonderen Tastorganen bilden sich dann aber zugleich weitere Formen der Nervenendigung, die als Sinnesorgane zu deuten sind, welche sich der Einwirkung besonderer Sinnesreize angepasst haben. So finden sich an den am Schirmrand der Medusen neben den durch ihre Beweglichkeit und Tastempfindlichkeit ausgezeichneten Tentakeln eigenthümliche Randkörper, die von dichteren Anhäufungen von Ganglienzellen umfasst sind, während sich die Substanz des Randkörpers selbst in zwei Theile von offenbar functionell abweichender Bedeutung gliedert: in eine der Außenwelt zugekehrte Sinnesgrube, die von einem reichen Sinnesepithel bedeckt ist, in dem die Nervenfasern endigen, und in einen darunter gelegenen Hohlkörper, in dessen Wände kleine Kalkkrystalle eingelagert sind (Fig. 107). In der unmittelbaren Nähe dieser Hohlräume finden sich zudem kleine von Nervenfäden versorgte Pigmenthaufen, die von einem stark lichtbrechenden Körperchen bedeckt sind. Dass die zuerst erwähnten Gruben Organe eines chemischen Sinnes seien, ist um so wahrscheinlicher, als die Thiere, wie ihr Verhalten bei der Nahrungssuche, bei der Einwirkung riechender und schmeckender Substanzen zeigt, jedenfalls für schwache chemische Reize empfindlich sind. Dabei ist aber wohl eine Sonderung zwischen Riech- und Schmeckorgan noch nicht eingetreten, so dass beide noch in einem indifferenten chemischen Sinnesorgan vereinigt zu sein scheinen. Ebenso tragen die von kleinen Krystalllinsen bedeckten Pigmentflecke schon alle Merkmale einfacher Organe der Lichtempfindung an sich. Zweifelhafter ist dagegen die Deutung der im

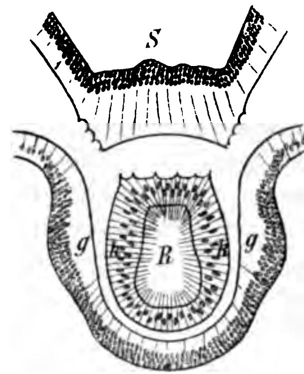


Fig. 107. Schnitt durch die äußere Sinnesgrube und den Randkörper einer Meduse (Rhizostoma Cuvieri), etwa 100mal vergr., nach R. HESSE. *S* äußere Sinnesgrube mit Sinneszellen. *R* Rohr des Randkörpers. *k* eingelagerte Kalkkrystalle. *g* Ganglienzellen.

Innern der Randkörper verborgenen, von Wimperzellen ausgekleideten Hohlräume (*R* Fig. 107). Ihre physikalische Beschaffenheit macht sie offenbar zur Uebertragung leiserer Erschütterungen, sei es des eigenen Körpers, sei es der Umgebung, auf die Nervenenden in hohem Grade geeignet. Danach sind sie früher meist als primitive Hörorgane gedeutet worden. Bedenkt man aber, dass unter den Lebensbedingungen dieser Seethiere Schalleindrücke wohl kaum eine erhebliche Rolle spielen, während Empfindungen, die das Gleichgewicht und die Bewegungen des Körpers reguliren, bei schwimmenden Thieren ein wichtiges Erforderniss sind, so ist es viel wahrscheinlicher, dass wir es hier mit Organen zu thun haben, die, gewissermaßen als nach innen gekehrte Theile des allgemeinen Tastorgans, die von den eigenen Stellungen und Bewegungen des Körpers ausgehenden inneren Druckempfindungen vermitteln und daneben vielleicht auch für den auf dem Körper lastenden, je nach der Meerestiefe wechselnden Gesammtdruck besonders empfindlich sind. Man kann solche Organe, die uns bei Wirbellosen wie bei Wirbelthieren noch in weiter Verbreitung begegnen werden, wegen ihrer Bedeutung für die dauernde, tonische Innervation der Bewegungsapparate, zweckmäßig als tonische Sinnesorgane bezeichnen[1]. Möglicher Weise schließt übrigens diese Annahme die andere, dass die gleichen Gebilde einfache Hörorgane seien, nicht aus: denn stärkere Schallerregungen könnten immerhin mit zu jenen feineren mechanischen Reizen gehören, denen die Organe angepasst sind. So zeigen diese niederen Organismen trotz der primitiveren Anlage ihres Nervensystems schon eine Differenzirung einiger der wesentlichen Specialsinne. Doch trägt diese Differenzirung die Spuren der gemeinsamen Entwicklung aus dem allgemeinen Hautsinne darin noch an sich, dass auch die Fibrillen zu den verschiedenen Sinnesorganen aus einem und demselben mit seinen Ganglienzellen unmittelbar unter der Körperbedeckung gelegenen Nervennetz hervorgehen[2].

Augenfälligere Zeugnisse für diesen einheitlichen Ausgangspunkt der Sinnesentwicklung bieten aber jene Fälle, wo, obgleich das Nervensystem bereits deutlicher consolidirt und centralisirt ist, doch die Differenzirung der Sinnesorgane vermöge der eigenthümlichen Lebensbedingungen der Thiere auf einer früheren Stufe verbleibt, wie bei den Eingeweidewürmern und den in Erdlöchern lebenden Lumbricinen. In der Regel besitzen diese Thiere nur ein einziges Sinnesorgan: die äußere

[1] Der Ausdruck ist dem von R. EWALD (Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, 1892) für die Bogengänge des Ohrlabyrinths gebrauchten Wort »Tonuslabyrinth« nachgebildet.

[2] O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878. [illegible], Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 60, 1895, S. 411.

Haut, die überall von Nerven versorgt wird und nur an einzelnen Stellen, besonders am vordern Leibesende und in der Umgebung der Fressorgane, durch besonderen Nervenreichthum sowie durch Tastwärzchen und Tasthärchen ausgezeichnet ist. Dabei verhalten sich aber die Nervenfasern selbst überall gleichförmig: von den centralen Ganglien kommend durchsetzen sie die unter der Haut liegenden Muskeln und endigen an der Oberfläche des Körpers in oder zwischen Sinneszellen, die von gewöhnlichen Oberhautzellen, sogenannten Stützzellen, eingefasst sind (Fig. 108). Da nun diese Thiere nicht bloß eine große Tastempfindlichkeit besitzen, sondern auch auf Geschmacks- oder Geruchseindrücke deutlich reagiren, so sind offenbar die Hautsinnesknospen als Organe zu betrachten, die gleichzeitig Tastwerkzeuge und Organe eines chemischen Sinnes sind. Aber noch eine dritte Sinnesempfindung kann diesem Hautorgan nicht fehlen. Obgleich der Regenwurm Augenpunkte, wie sie bei seinen im Wasser lebenden Verwandten, den Naiden, vorkommen, nicht besitzt, so reagirt er doch deutlich auf Licht, indem er, seiner Lebensweise im Dunkeln entsprechend, das Licht flieht. Man muss also annehmen, dass das Hautsinnesorgan dieses Thieres auch eine gewisse Lichtempfindlichkeit besitzt; und damit stimmt die Beobachtung überein, dass noch andere niedere Thiere, wenn entweder ihre Sehorgane durch ihr Leben im Dunkeln atrophirt sind, oder auch wenn man ihnen die Augen exstirpirt hat, trotzdem Reactionen auf Licht zeigen. Man wird so zu dem Schlusse gedrängt, dass nicht bloß in solchen Fällen, wo besondere Sehorgane noch nicht zur Entwicklung gelangt sind, das Hautsinnesorgan in gewissem Grade durch Lichtreize erregt wird, sondern dass dies auch dann noch stattfinden kann, wenn sich bereits specifische Sehorgane entwickelt haben, indem überall da, wo die Entwicklung der Einzelsinne überhaupt eine unvollkommenere ist, das allgemeine Sinnesorgan nicht bloß auf Tastreize, sondern in der Regel auch gegenüber jenen specifischen Sinnesreizen empfindlich ist, die auf den höheren Entwicklungsstufen besonderen Sinnesorganen zugetheilt sind[1].

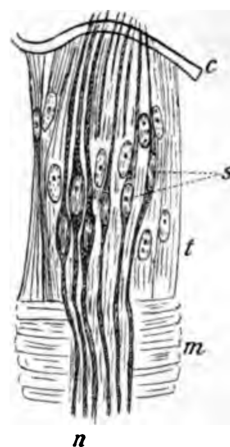


Fig. 108. Eine Hautsinnesknospe von Lumbricus herculeus, nach R. HESSE. *n* Nervenfasern. *m* Muskelschichten. *s* Sinneszellen. *t* Stützzellen. *c* Cuticula.

[1] R. HESSE, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894, S. 394 (Hautsinnesorgan bei Lumbricus). Ueber Lichtempfindungen bei augenlosen oder geblendeten Thieren vgl.

Cilien finden sich ferner in andern Fällen Stäbchen, die den Taststäbchen der äußeren Körperbedeckung gleichen und offenbar tonischen Druck- oder Schallreizen angepasste Umwandlungen derselben sind, wie denn auch der in diese Organe eintretende Nerv mit dem Hautnervensystem zusammenzuhängen pflegt: so besonders bei den Arthropoden, wo solche Organe an den verschiedensten Stellen der Körperoberfläche, namentlich aber an den Antennen oder Füßen vorkommen. Die Function sowohl des Otolithen wie der Hörstäbchen besteht aber wahrscheinlich darin, dass diese Gebilde sowohl bei Bewegungen des Körpers wie bei starken Schalleindrücken in Vibrationen gerathen, welche sich den Wänden der Otocyste und durch sie den Nervenenden mittheilen. Da nun die Nerven dieser Organe noch eine einfache Abzweigung des Hautnervensystems bilden, so erscheint auch in dieser Beziehung der Zusammenhang mit dem allgemeinen Sinn als ein viel engerer, im Vergleich zu den höheren Entwicklungsstufen. Schon mit Rücksicht hierauf lässt sich daher die Frage aufwerfen, ob diese Organe überhaupt als Hörapparate und nicht vielmehr ausschließlich als tonische Sinnesorgane und des weiteren als Anhangsgebilde und Entwicklungsformen des Tastorgans zu deuten seien. Aehnlich wie die nach außen gerichteten Cilien und Taststäbchen die Empfindlichkeit für äußere Tastreize steigern, so werden auch jene bei den Erschütterungen, die den Körper bei heftigeren Bewegungen des umgebenden Mediums, des Wassers oder der Luft, oder auch bei seinen Eigenbewegungen treffen, veränderte Empfindungen vermitteln, während constantere Druck- und Spannungsempfindungen dem dauernden Gleichgewichtszustand des Körpers sowie dem auf ihm lastenden Druck, letzteres namentlich bei den im Wasser lebenden Thieren, entsprechen. Diese Auffassung von der Bedeutung der genannten Organe trifft daher wesentlich mit der mehrfach über sie geäußerten Vermuthung zusammen, dass sie statische Organe, Sinnesorgane für die Erhaltung des Gleichgewichts und für die Regulirung der Bewegungen des Körpers seien. Sie gibt aber dieser Vermuthung zugleich ein bestimmteres Substrat, indem hier außerdem auf Grund der unmittelbaren Differenzirung dieser Organe aus dem Tastorgan die Gebilde in ähnlichem Sinne als innere Tastorgane betrachtet werden, wie die Cilien und Taststäbchen äußere Hülfsapparate des Tastsinns sind. Ist diese Annahme entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich, so ist jedoch nicht zu übersehen, dass sie mit der andern, jenen Apparaten komme wenigstens in vielen Fällen auch die Function von Hörorganen zu, keineswegs unvereinbar ist. Da Schalleindrücke und sonstige, durch Bewegungen der Umgebung oder des eigenen Körpers erzeugte Erschütterungen Reize von verwandter Art sind, so liegt es vielmehr nahe, in diesen Organen aus dem Hautsinnesorgan entwickelte Anhangsgebilde zu

sehen, welche die Eigenschaften von tonischen Sinneswerkzeugen und von Hörorganen in sich vereinigen.

Dass die meisten der früher dem Gehörssinn zugerechneten bläschen- oder röhrenförmigen Organe der Thiere, von den Cölenteraten und Krustern an bis herauf zu den Fischen und Amphibien, mindestens zu einem sehr wesentlichen Theile diese Function tonischer Sinnesapparate besitzen, das bezeugen übrigens auch die Erscheinungen, die man der theilweisen oder völligen Exstirpation dieser Gebilde folgen sieht. Bei den Wirbellosen kommt hierbei namentlich den Otolithen (Fig. 110 *o*) eine wichtige Rolle zu. Schon bei den Krebsen beobachtet man nach der Entfernung derselben mehr oder minder beträchtliche Störungen der Körperbewegungen[1], und ähnliche Erscheinungen treten noch bei Wirbelthieren, namentlich den im Wasser lebenden, als Folgen der gleichen Operation ein. Auch scheint auf die Beziehung der in den Organen ausgelösten dauernden Erregungen zum Tonus der Muskeln die Steigerung hinzuweisen, die gewisse Reflexe in Folge der Exstirpation erfahren, da tonische Erregungen vielfach eine reflexhemmende Wirkung zu äußern pflegen[2]. Die Bedeutung der Otolithen wird man hiernach wesentlich darin erblicken dürfen, dass durch die Uebertragung der Bewegungen der im Innern der Cyste enthaltenen Flüssigkeit auf sie die Druckreize auf die Cilien der Cystenwand oder, bei den Wirbelthieren, auf die die Bogengänge des Ohrlabyrinths verschließenden Membranen verstärkt werden. Dieser Umstand wird namentlich bei den Schwimmbewegungen in Betracht kommen, weil, je dichter das umgebende Medium ist, um so mehr die im Innern der Organe durch wechselnden Druck oder durch Flüssigkeitsströmungen erzeugten Reizbewegungen solcher Steigerungen bedürfen. Hierdurch erklärt es sich auch, dass bei den Seethieren alle jene Höhlenbildungen unter dem Integument um so mehr an Ausdehnung zunehmen, in je größerer Tiefe die Thiere leben. Denn nicht nur die sogenannten Otocysten und bei den Fischen die unten zu beschreibenden Bogengänge des Labyrinths werden immer massiger, sondern es treten überdies besondere, weit ausgedehnte Höhlen- und Röhrenbildungen auf, die sogenannten »Seitenorgane« der Fische, die in ihrem allgemeinen Charakter durchaus den oben erwähnten Hohlräumen in den Randkörpern der Medusen (Fig. 107) gleichen. Demnach kommt ihnen wohl auch genetisch wie functionell die Bedeutung von Ergänzungsapparaten des Tastsinnes zu, die

[1] TH. BEER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 73, 1898, S. 1. Bd. 74, 1899, S. 364.

[2] DELAGE, Archive de Zool. expér. T. 5, 1888, p. 1. J. STEINER, Die Functionen des Centralnervensystems. II. Die Fische. 1888, S. 112 ff. J. BREUER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 48, 1891, S. 195. J. LOEB, ebend. Bd. 49, 1891, S. 175. M. VERWORN, ebend. Bd. 50, 1892, S. 423. N. ACH, ebend. Bd. 86, 1901, S. 122.

sich entsprechend den gesteigerten Ansprüchen, welche die Lebensweise der Thiere an die genaue Regelung des Körpergleichgewichts und der Bewegungen stellt, entwickelt haben[1]. Je mehr dagegen in der Tiefe des Wassers die Bedeutung der Schallreize im Leben der Thiere zurücktritt, um so wahrscheinlicher ist es, dass auf der Seite jener im weitesten Sinn tonischen Functionen die Hauptbedeutung der Organe liegt. Dennoch ist damit keineswegs gesagt, dass die nämlichen Organe nicht gleichzeitig auch als Hörapparate dienen können. Vielmehr wird sich die Thatsache ob, und der Umfang, in dem dies geschieht, wiederum ganz nach den Lebensbedingungen richten. Wenn trotzdem eine solche Function von manchen Beobachtern verneint wird[2], so entspringt diese Ansicht, abgesehen von der Schwierigkeit, Hörreactionen mit Sicherheit objectiv nachzuweisen, wohl hauptsächlich der Voraussetzung, ein Sinnesorgan könne nur entweder das eine oder das andere, tonisches Sinnesorgan oder Hörorgan sein; dass es beide Leistungen in sich vereinige, sei ausgeschlossen. Dennoch ist gerade dies schon in Anbetracht der Natur der Schallreize für die niedrigeren Stufen der Organisation das wahrscheinlichere. Organe, die wesentlich darauf eingerichtet sind, Druckschwankungen als Reize auf Nervenenden einwirken zu lassen, werden stärkere Erschütterungen des umgebenden Mediums schließlich ebenso gut, wie die von dem eigenen Körper ausgehenden Druckreize, auf die Otolithen und die Cilien der Otocysten oder Statocysten übertragen müssen. Dazu kommt, wie wir unten sehen werden, die Thatsache, dass sich jener auf den niederen Stufen der Entwicklung im allgemeinen einheitliche und gleichartige Sinnesapparat auf den höheren Stufen in zwei nach Structur wie Function offenbar differenzirte Organe scheidet: in ein eigentliches Gehörwerkzeug, und in ein wahrscheinlich ausschließlich als tonischer Sinnesapparat functionirendes Organ. Eine solche später eintretende Scheidung legt aber doch unmittelbar die Annahme nahe, dass der zuvor bestehenden Einheit des Organs auch eine Einheit der Function im Sinne einer noch nicht bestimmt differenzirten Verbindung beider Leistungen entspreche.

Wie für die erste Anlage tonischer Sinnesapparate und des Gehörorgans die Entstehung von Hauteinstülpungen und von festen schwingungsfähigen Gebilden in denselben kennzeichnend ist, so ist nun das Auftreten eines Sehorgans überall an die Ablagerung von Pigmentanhäufungen und an die gleichzeitige Bildung von Elementen gebunden, die durch ihre durchsichtige und meist stark lichtbrechende Beschaffenheit eine concentrirtere Lichteinwirkung ermöglichen. Auf der niedersten Stufe

---

[1] F. E. SCHULZE, Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. 6. 1870. S. 62 ff.

[2] BEER. PFLÜGERS Archiv, Bd. 74. 1899. S. 364. Vgl. dazu HENSEN, ebend. S. 22 ff.

erscheint diese Bildung als Metamorphose einer einzigen Zelle des Hautsinnesorgans, in der eine sensible Nervenfaser endet. So bei vielen Planarien (Plattwürmern), bei denen solche einfachste Sehorgane nicht selten über die verschiedensten Theile der Körperoberfläche vertheilt sind. Die Nervenfaser (*n* Fig. 111) geht dabei in eine eigenthümlich umgestaltete und vergrößerte Zelle *sz* über, die von andern gewöhnlichen Oberhautzellen *z* umgeben ist und außen von einem lichten mit feinen Stiftchen besetzten Saum eingefasst wird. In diesen Saum selbst aber greift ein dichter Pigmentbeleg ein, der einer zweiten Zelle *p* angehört, deren Kern bei *k* sichtbar ist. Diese einzelligen Sehorgane sind dann stets so gelagert, dass der durchsichtige Theil nach außen, der von Pigment umgebene nach innen gekehrt ist, so dass, wenn sich mehrere Organe dieser Art an der Körperoberfläche befinden, durch ihre gemeinsame oder abwechselnde Erregung je nach der Richtung des einfallenden Lichtes verschiedene Empfindungen entstehen können[1]. Es ist bemerkenswerth, dass das niederste Wirbelthier, der Amphioxus, ebenfalls noch solche einzellige becherförmige Augen besitzt. Nur dass bei ihm die nahe Beziehung, in der bei allen Wirbelthieren die Entwicklung des Sehorgans zum centralen Nervensystem steht, darin bereits hervortritt, dass diese einfachen, mit ihrer Oeffnung nach außen gekehrten Sehbecher nicht, wie die sonst ähnlich gestalteten der Plathelminthen, an der Oberfläche des Körpers, sondern in unmittelbarer Nachbarschaft des Rückenmarks liegen, wo sie aber bei der durchsichtigen Körperbeschaffenheit des Thieres gleichwohl dem Lichte zugänglich bleiben[2]. Diese einfachste Augenform geht nun unmittelbar in ein zusammengesetztes Auge über, indem mehrere solche von Pigmentzellen umlagerte Sehzellen, manchmal bei den gleichen Individuen, bei denen sich auch die einfache Augenform findet, zu einer Gruppe zusammentreten. Steigert sich die Zahl noch weiter, so entstehen dann größere becherförmige Organe, in denen die einzelnen Sehzellen eingelagert sind und von einer zusammenhängenden Schichte von Pigmentzellen umgeben werden (Fig. 112). Damit ist das einfache bereits in ein zusammengesetztes Auge übergegangen. Die Aufnahme von Licht verschiedener Richtung, die bei dem einzelligen

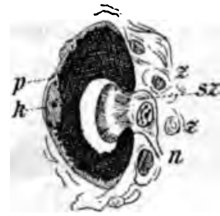


Fig. 111. Schnitt durch das Auge von Planaria torva senkrecht zur Augenachse, etwa 600 mal vergr., nach R. HESSE. *n* Nervenfasern. *sz* Sehzelle. *z* umgebende Zellen d. Körperbedeckung. *p* Pigmentzelle. *k* Kern derselben.

[1] R. HESSE, Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. 42, 1897, S. 527.
[2] R. HESSE, ebend. Bd. 43, 1898, S. 456.

Sehorgan auf gesonderte Sehzellen vertheilt war, wird hier theilweise wenigstens von dem zusammengesetzten Organ übernommen. Nur gleicht dieses freilich immer noch mehr einer äußeren Vereinigung einfacher Augen, als dass es selbst im eigentlichen Sinne ein zusammengesetztes Organ genannt werden könnte, da es ihm, abgesehen von der einheitlich gewordenen Pigmentlage, an allen für die sämmtlichen Sehzellen gemeinsamen Einrichtungen fehlt. Die niedrige Stellung dieser frühesten Formen zusammengesetzter Augen tritt außerdem darin hervor, dass die zu diesen Sehorganen tretenden Nerven noch nicht von dem allgemeinen sensiblen Nervensystem gesondert sind, sondern mit den Hautnerven direct von den allgemeinen Nervencentren zu den Sehorganen treten, ohne ein besonderes optisches Ganglion zu durchsetzen, eine Thatsache, die zugleich auf den Ursprung dieser primitiven Sehorgane aus einer Differenzirung des allgemeinen Tastorgans hinweist. Uebrigens ist jene Abwesenheit besonderer optischer Ganglien, ähnlich wie bei den Plathelminthen, den Nematoden, Räderthieren und dem Amphioxus, auch noch bei den Egeln, niederen Krustern und manchen Arthropoden zu finden, und sie ist im allgemeinen mit dem gleichen Mangel ganglionöser Zwischenapparate bei den übrigen speciellen Sinnesorganen verbunden. Mit dem Auftreten besonderer, in die Leitung zwischen den Nervencentren und den Sinnesorganen eingeschalteter Ganglienzellen beginnt dann aber zugleich eine speciellere Differenzirung der Sinnesorgane selbst, durch die jener ursprüngliche Zusammenhang mit dem allgemeinen Sinn mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt wird. Da das Hautsinnesorgan sowie die Apparate der beiden niederen chemischen Sinne an dieser specifischen Entwicklung in verhältnissmäßig geringem Grade theilnehmen, so können wir uns hinsichtlich ihrer auf das beschränken, was weiter unten, bei der Schilderung der entwickelten Sinneswerkzeuge, beizubringen sein wird. Die Ausbildung der Hör- und Sehfunctionen und der mit den ersteren eng verbundenen tonischen Sinnesfunctionen dagegen zeigt so charakteristische Stufen der Differenzirung, dass dieselben eine gesonderte Betrachtung erheischen.



Fig. 112. Schnitt durch das Auge von Euplanaria gonocephala, parallel der Augenachse, nach R. Hesse. *n* Nervenfasern. *sz* Sehzellen. *p* Pigment. *k* Kerne der Pigmentzellen.

b. Differenzirung der tonischen Sinnesapparate und der Gehörorgane.

Jene einfachsten Zwischenformen zwischen tonischen Organen und Gehörorganen, die aus Hohlräumen mit eingeschlossenem Otolithen und mit Cilien oder schwingungsfähigen Stäbchen bestehen (Fig. 107 und 110), besitzen in doppelter Beziehung die Bedeutung undifferenzirter Sinnesapparate: einmal, weil die Grenze zwischen Gehör- und inneren Tastorganen bei ihnen zweifelhaft sein kann, und ihnen in vielen Fällen vermuthlich diese doppelte Function zukommt; und sodann, weil die Structur dieser primitiven Organe dafür spricht, dass sie zwar möglicher Weise durch bestimmte Schalleindrücke vorzugsweise erregt werden, eine erhebliche Verschiedenheit der Erregungsformen, also auch der Empfindungen, aber nicht wahrscheinlich ist.

Drei Reihen von Thatsachen können hier wieder zu Rathe gezogen werden, um über die Function der in Frage stehenden Organe zu entscheiden: die Structur der Organe, die Erwägung der allgemeinen Lebensverhältnisse der Thiere, und endlich die directe functionelle Prüfung. Die letztere würde natürlich der sicherste Weg sein, wenn sie überall unzweideutige Resultate ergäbe. Da dies aber meist nicht der Fall ist, so sind wir sehr oft auf die beiden ersten Hülfsmittel allein angewiesen. Die Structur der Organe muss überdies nothwendig die functionelle Prüfung ergänzen, weil nur sie über die physikalische Natur der Reizungsvorgänge Aufschluss geben kann. Wie nun die morphologischen Verhältnisse der tonischen und der Hörapparate für den gemeinsamen Ursprung beider aus dem Hautsinnesorgan eintreten, so machen sie, wie nicht minder die physiologischen Reactionen der Thiere, in vielen Fällen eine gemischte Function wahrscheinlich, also eine Entwicklungsstufe des Organs, auf welcher dieses noch den Charakter eines tonischen Sinnes besitzt, gleichzeitig aber bereits der Perception von Schalleindrücken fähig geworden ist. So sind die »chordotonalen« und »chordotympanalen« Organe der Insekten offenbar Sinneswerkzeuge von verwandtem Bau. Wesentliche Bestandtheile eines jeden sind stäbchen- oder saitenförmige Gebilde (Chorden), die mit Nervenfasern in Verbindung stehen und im Innern oder an den Wänden eines mit Luft erfüllten, mit dem Luftgefäßsystem (den Tracheen) communicirenden Hohlraums ausgespannt sind (Fig. 113 *A* und *B*). Der Hauptunterschied besteht darin, dass bei den chordotonalen Organen die chitinhaltige Hautbedeckung (*f f'*), bei den chordotympanalen ein besonderes Trommelfell (*t t'*) den Hohlraum *H* nach außen abschließt[1]. Offenbar haben sich also bei der zweiten,

[1] VITUS GRABER, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 20, 1882, S. 506. Bd. 21, 1882, S. 65.

vorzugsweise in der Abtheilung der Orthopteren vertretenen Form *B* des Organs lediglich die Vorrichtungen, die zur Uebertragung äußerer Reize auf die mit Nerven versehenen Endgebilde bestimmt sind, in höherem Grade dem specifischen Reiz der Schallschwingungen angepasst. Aber bei der Zartheit der Chitinmembranen darf man wohl annehmen, dass auch schon bei der primitiveren Form *A* der den Hohlraum nach außen begrenzende Theil des Integuments *f f'* als Trommelfell functioniren kann. Dagegen stimmen die eigentlichen Endapparate der Nerven in beiden Fällen im wesentlichen überein. Sie bestehen in gangliösen Zwischenapparaten (*g*, *g'*), an die sich stäbchenförmige, schwingungsfähige Gebilde anschließen (*st*), die entweder in einem frei in dem Hohlraum ausgespannten stützenden Gewebe (*A*) oder dicht unter dem Trommelfell liegen (*B*). Dem entsprechen nun im allgemeinen auch die Beobachtungen über die physiologischen Reactionen der Insekten auf Schallreize. Diese sind nämlich sowohl bei Thieren mit bloß chordotonalen wie bei solchen mit chordotympanalen Organen beobachtet, freilich aber bei den ersteren seltener. Auch kann man natürlich bei stärkeren Schallreizen nicht sicher sein, ob sie nicht bloß als Druckreize wirken; und in manchen Fällen gelingt es überhaupt nicht, Spuren von Schallwirkung zu entdecken[1]. Allem Anscheine nach bilden also diese Organe eine Entwicklungsreihe, die von rein tonischen Sinneswerkzeugen über solche von gemischer Function schließlich bis zu specifischen Gehörwerkzeugen emporreicht.

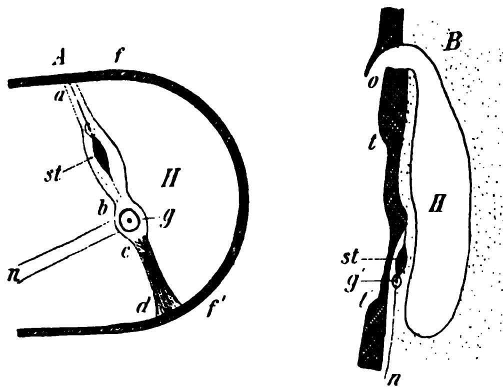


Fig. 113. Schema eines chordotonalen und eines chordotympanalen Sinnesapparats (*A* und *B*), nach VITUS GRABER. *H* Hohlraum. *O* Zugang zur Trachea (in *B*). *f f'* trommelfellartige Chitinbedeckung (*A*). *t t'* eigentliches Trommelfell (*B*). *n* Nerv. *g* Ganglion. *g'* gangliöses (sog. MÜLLER'sches) Zwischenorgan. *st* Stift. *a b* Stiftzelle. *c d* Chordaligament mit dem verbreiterten Fuß *d* (*A*).

In vielen Fällen wird nun eine solche Entwicklung überdies durch die Lebensverhältnisse der Thiere und die Beziehungen dieser Sinnesapparate zu ihnen wahrscheinlich. Namentlich kann die Ausbildung von

[1] V. GRABER, a. a. O. Bd. 21. S. 65 ff.

Organen dieser Gattung sichtliche Beziehungen zu den im sexuellen Leben der Thiere eine wichtige Rolle spielenden Geräuschbildungen darbieten. So findet sich z. B. bei zahlreichen Insekten an einem der Antennenglieder ein bläschenförmiges, auf seiner Innenfläche mit steifen Stäbchen ausgerüstetes nervenreiches Gebilde, das an und für sich ganz den Charakter eines chordotonalen Organs und zugleich den eines inneren Tastorgans hat, welches sowohl die Antenne in ihren Tastfunctionen, wie vielleicht als tonisches Gleichgewichtsorgan den Gesammtkörper in seinen Ortsbewegungen unterstützt, so dass es die drei Entwicklungsstufen Tastorgan, tonisches Organ und Hörorgan in sich zu vereinigen scheint. Aber dieses unter dem Namen des JOHNSTON'schen Organs beschriebene Gebilde zeigt sich nur bei gewissen Insekten, den

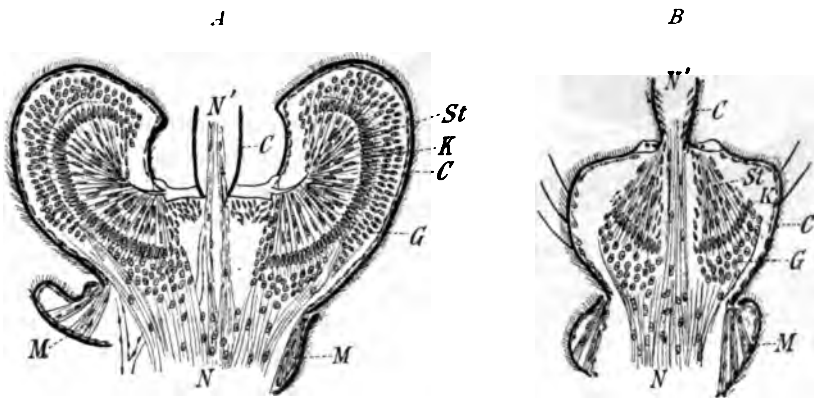


Fig. 114. JOHNSTON'sches Organ von Mochlonyx culiciformis, nach CHILD, 200mal vergr. *A* vom Männchen, *B* vom Weibchen. *C* Chitinhaut. *G* Ganglienzellen. *St* Stäbchen. *K* Basalkerne der Stäbchen. *M* Antennenmuskeln. *N* Hauptantennennerv. *N'* Fortsetzung desselben zum vorderen Antennenglied.

Culiciden und Chironomiden, in auffallender Weise geschlechtlich differenzirt, indem es bei den männlichen Thieren eine sehr viel reichere Entwicklung erfährt, als bei den weiblichen (Fig. 114 *A* und *B*). Da nun die Männchen, wie Versuche lehren, Schalleindrücke empfinden und, wie es scheint, sogar die Richtung des Schalls unterscheiden können, so vermuthet man, dass diese Organe, wenn die Thiere beim Schwärmen die Weibchen aufsuchen, als Gehörorgane functioniren, indem durch die von den Weibchen erzeugten Töne die Stäbchen der männlichen Organe in Schwingungen versetzt werden. Dabei ist dann wahrscheinlich zwar keine Unterscheidung qualitativ verschiedener Eindrücke möglich, aber es ist doch wohl eine besondere Anpassung der schwingenden Gebilde an die Töne der Weibchen eingetreten. Hiernach würden die Organe als

combinirte Tast- und Hörorgane zu deuten sein, wobei aber die Hörfunction nur bei den Männchen zur Ausbildung gelangt ist, bei den Weibchen dagegen entweder ganz fehlt oder jedenfalls viel unentwickelter bleibt[1].

In den meisten Fällen beginnender Differenzirung von Hörorganen aus tonischen Organen sind nun diese schwingungsfähigen Gebilde wahrscheinlich als Apparate diffuser Geräuschempfindungen ohne deutliche Unterscheidung verschiedener Schallqualitäten aufzufassen. In andern Fällen, wie z. B. bei dem JOHNSTON'schen Organ und überhaupt bei den durch eigene Geräuschbildung sich auszeichnenden Insekten, sind sie vermuthlich an diese meist sehr hohen Töne und Geräusche adaptirt, — ein Umstand, der zugleich in Anbetracht der geringen mechanischen Energie solcher Töne dafür spricht, dass die Organe als eigentliche Hörorgane, nicht bloß als tonische Organe functioniren. Auch scheinen nicht allein bei den Insekten, sondern schon bei den im ganzen in ihrer Sinnesorganisation tief unter ihnen stehenden Krustern die Hörhaare und Stäbchen der Otocysten zuweilen auf verschiedene Töne abgestimmt zu sein. So beobachtete HENSEN, als er auf das Hörorgan eines Krebses (Mysis) verschiedene musikalische Klänge einwirken ließ, dass je nach der Tonhöhe bald diese bald jene Hörhaare bewegt wurden (Fig. 115)[2].



Fig. 115. Hörorgan eines Krebses (Mysis), nach HENSEN, 70mal vergr. *a* Otolithensack, einen geschichteten Otolithen enthaltend. *b* Hörnerv. Von dem Kranz der Haare, die den Otolithen tragen, ist rechts ein größeres, links ein kleineres abgebildet.

Erst bei den Wirbelthieren erfährt jedoch das paarige Gehörbläschen, das auf seiner frühesten Entwicklungsstufe auch hier noch ganz der Otocyste der Wirbellosen gleichkommt, weitere Gliederungen. Es scheidet sich nun in zwei Organe, die zwar äußerlich verbunden bleiben, dabei aber eine sehr abweichende Structur und demnach auch wohl eine abweichende Function besitzen. Aus der einen Hälfte des durch eine Einschnürung sich theilenden Bläschens wachsen nämlich schon bei den Fischen die in allen Wirbelthierclassen im wesentlichen ähnlich gestalteten Bogengänge hervor; aus der andern Hälfte entwickelt sich die

[1] CHILD, Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894. S. 475 ff.

[2] HENSEN, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 13. 1863. S. 374. Gehör, in HERMANNS Handbuch der Physiol. Bd. 3, II, 1880, S. 107.

Schnecke, die aber erst bei den Säugethieren ihre vollkommenere Gestalt gewinnt (Fig. 116). Hiermit ist die Scheidung des eigentlichen Gehörorgans und des wahrscheinlich zugleich als inneres Tastorgan zu deutenden, dem Tastsinne zuzurechnenden tonischen Sinnesorgans auch äußerlich vollendet. Das letztere zieht sich nun vollständig auf den Apparat der Bogengänge mit Vorhof und Ampullen zurück, während in der Schnecke die den Fasern des Hörnerven angefügten Endapparate eine Ausbildung erlangen, die sie zur gesonderten Uebertragung von Schallschwingungen verschiedener Geschwindigkeit auf die Hörnerven fähig macht[1]. Die Einrichtungen, die diesem Zweck dienen, werden wir unten, bei der Schilderung der entwickelten Sinneswerkzeuge, kennen lernen. Für die Ausbildung der Sinnesfunctionen ist aber diese räumliche Sonderung des sogenannten Hörbläschens in zwei verschiedene, wenn auch äußerlich zusammenhängende Organe offenbar auch insofern bedeutsam, als diese Thatsache die aus den anatomischen und physiologischen Eigenschaften der entsprechenden Gebilde der Wirbellosen gezogene Folgerung, dass sie bald ausschließlich innere Tastorgane (Tonusorgane), bald dies und Gehörorgane zugleich seien, bestätigen. Denn in jener äußeren Scheidung, die bei den niederen Wirbelthieren beginnt und sich bei den höheren immer mehr vollendet, wird man nun den morphologischen Ausdruck der eigentlich hier erst eintretenden Differenzirung in zwei Sinnesorgane von specifisch verschiedener Function erblicken dürfen.

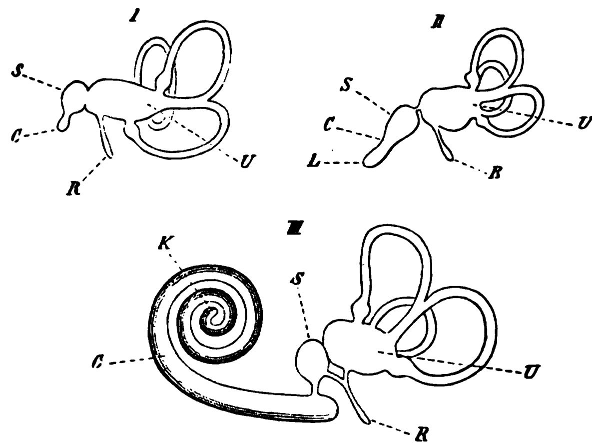


Fig. 116. Entwicklung des Gehörlabyrinths bei den Wirbelthieren, schematisch, nach WALDEYER. *I* vom Fisch, *II* vom Vogel, *III* vom Säugethier. *U* Vorhofsabtheilung (Utriculus). *S* Vorhofsabtheilung der Schnecke (Sacculus). *C* Schnecke. *L* Ausbuchtung derselben beim Vogel (Lagena). *K* Schneckenkuppel. *R* Ausbuchtung des Vorhofs (Recessus labyrinthi).

[1] WALDEYER, Hörnerv und Schnecke, STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 915. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I, II. 1881—1884.

c. Entwicklung specifischer Sehorgane.

Die weitere Entwicklung jener durch Pigmentanhäufungen und lichtempfindliche Sinneszellen gekennzeichneten Stellen des Körpers, die wir als primitive Sehorgane kennen lernten, vollzieht sich in doppelter Weise: erstens indem die Sinneszellen eine regelmäßigere Lagerung annehmen, in der sich ihre functionelle Zusammengehörigkeit ausspricht, und zweitens indem die einzelnen Elemente selbst eine morphologische Gliederung erfahren, die deutlich auf eine entsprechende functionelle Differenzirung hinweist. Letzteres geschieht dadurch, dass sich der lichtempfindliche Theil der Sinneszelle von einem andern, der Concentration des Lichtes dienenden Theil derselben sondert. Dazu kommt dann in der Regel auch noch die Verbindung der Sinneszellen mit Elementen von centralem Charakter, die als peripher gelagerte Ganglienzellen in die Zusammensetzung des Sehorgans eingehen. Diese letzte Entwicklung ist zugleich an die Ausbildung specieller optischer Centren gebunden, deren Differenzirung in der aufsteigenden Thierreihe eine zunehmende Complication erkennen lässt. Das Product jener beiden ersten Vorgänge, der regelmäßigeren äußeren Anordnung der Sehzellen und ihrer Differenzirung in functionell gesonderte Theile, ist die Entstehung des zusammengesetzten Auges. Es zeigt seinen Charakter als einheitliches und doch zusammengesetztes Organ am deutlichsten gerade auf den niedrigeren Entwicklungsstufen, wo trotz ihrer functionellen Verbindung alle einzelnen Elemente noch scharf gesondert bleiben, während bei weiterer Ausbildung, theils durch die völlige Verschmelzung der den dioptrischen Hülfsfunctionen dienenden Elemente zu einheitlichen brechenden Medien, theils durch die engere Verbindung der eigentlichen Sehzellen, der einheitliche Charakter des Sehorganes entschiedener hervortritt. Dies ist denn auch der Grund, weshalb man auf die Organe jener tieferen Stufe den Ausdruck »zusammengesetzte Augen« in einem specielleren Sinne anzuwenden pflegt.

Die erste Anlage eines solchen zusammengesetzten Auges in der engeren Bedeutung des Wortes haben wir schon in jener Vereinigung zahlreicher becherförmiger Sehzellen zu einem von einer gemeinsamen Pigmenthülle umschlossenen Organ kennen gelernt, wie sie bei gewissen Plattwürmern und andern niederen Wirbellosen vorkommt (Fig. 112). Die vollendetste Form eines zusammengesetzten Auges mit erhalten gebliebener Selbständigkeit seiner Theile findet sich aber beim Insektenauge, welches größte Regelmäßigkeit der Anordnung mit vollkommener Selbständigkeit der einzelnen Elemente verbindet. Die Fig. 117 zeigt ein solches Element in halb schematischer Darstellung. Den Grundstock

desselben bildet eine einzige lichtempfindliche Zelle (*r*), Retinula genannt, die durch ihren körnigen Inhalt sich auszeichnet und centralwärts in einen Nervenfaden übergeht. Vor der Retinula liegen dann noch zwei aus besonderen Zellen entstandene Gebilde, der Krystallkegel (*k*) und die Corneazelle (*c z*), die nach außen von der linsenförmig gewölbten Corneafacette *c* begrenzt wird. Von seiner Nachbarschaft ist jedes solche Element durch Pigmentzellen getrennt, die den Krystallkegel umgeben, und von denen die vorderen lichter, die hinteren, die Retinula begrenzenden, dunkler gefärbt sind (*vp* und *hp*). Alle diese Elemente sind nun, wie die Fig. 118 an einem kleineren schematischen Durchschnitt zeigt, derart regelmäßig angeordnet, dass das ganze Auge ein kegelförmiges Gebilde darstellt, das auf einer convexen Basis aufsitzt, indess die nach vorn gekehrten Corneafacetten eine aus vielen dicht an einander stoßenden kleinen Flächen zusammengesetzte Oberfläche bilden. An ihrer Basis sind die Retinulae durch lichte, stiftartige Gebilde (das sogen. Rhabdomen), ebenfalls Ausscheidungspunkte der Sehzellen, in ihrer Lage fixirt (vgl. Fig. 118 und unten Fig. 121); und sodann durchsetzen die aus den einzelnen Retinulae entspringenden Fibrillen eine Schichte von Ganglienzellen *g*, bevor sie sich zu dem optischen Nerven sammeln. Bemerkenswerth für die Orientirungsfunctionen eines solchen Auges ist es außerdem noch, dass es meist auf einem beweglichen Stiele aufsitzt, so dass der Drehpunkt beträchtlich hinter dem Auge liegt, somit Retinaelemente und brechende Elemente sich immer im gleichen Sinne bewegen[1].

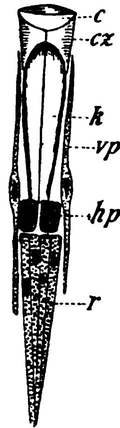


Fig. 117. Ein einzelnes Sehelement vom Insektenauge, etwa 250mal vergr., nach C. ZIMMER. *r* Retinula. *k* Krystallkegel. *cz* Corneazelle. *c* Cornea. *vp* vordere, *hp* hintere Pigmentzellen.



Fig. 118. Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Insektenauge. *r* Retinulae mit Rhabdomen und Krystallkegel. *c* Corneafacetten. *g* Ganglienzellenschichte. *n* Sehnerv.

---

[1] GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. 1879. S. EXNER, Die Physiologie des facettirten Auges von Krebsen und Insekten. 1891. C. ZIMMER, Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 63, 1897, S. 236. R. HESSE, Arthropodenaugen, ebend. Bd. 70, 1901, S. 347.

Der morphologischen Selbständigkeit, die in dem zusammengesetzten Insektenauge jedes einzelne aus Hornhaut, Krystallstäbchen und Retinazelle bestehende Sehelement besitzt, entspricht hiernach jedenfalls auch eine gewisse functionelle Selbständigkeit. Denn jedes Element besteht aus einem besonderen brechenden Apparat, Hornhaut und Krystallstäbchen, der das Licht auf die Retinula concentrirt, und aus einer Sinneszelle, die, in eine einzige Opticusfaser übergehend, in einem gegebenen Moment jedenfalls nur eine Empfindung vermittelt, auf qualitativ verschiedene Reize aber wahrscheinlich mit verschiedenen Empfindungen reagirt. Letzteres ist wohl deshalb anzunehmen, weil alle Sehelemente eines solchen Auges einander gleichen, die Thiere aber offenbar qualitativ verschiedenes Licht unterscheiden[1]. Einen für die functionelle Sonderung der Sehelemente besonders charakteristischen Bestandtheil bilden endlich noch die Pigmentscheiden, die das in einen einzelnen Krystallkegel einfallende Licht von den umgebenden Elementen abblenden, während außerdem vermöge der Einwirkung der Lichtreize auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pigmentzellen bei der Einwirkung starker Lichtreize eine dichtere Pigmentanhäufung um die Krystallkegel eintritt, so dass sich diese Blendung der Lichtstärke adaptirt. Hieraus ergibt sich von selbst, dass sich das Bild, das ein ausgedehnter Gegenstand in einem solchen Auge entwirft, mosaikartig aus den Bildern seiner einzelnen Theile zusammensetzt, und dass demnach das im Hintergrund des Auges entworfene Bild ebenso orientirt ist wie der Gegenstand im äußeren Raum. Damit hängt eng zusammen, dass das Bild nicht auf einer concaven, sondern, wie die Fig. 118 zeigt, auf einer convexen Fläche entworfen wird, und dass, sofern das Auge selbständig beweglich ist, die Bewegungen um einen hinter dem Bilde gelegenen Drehpunkt erfolgen, so dass Bild und Object fortwährend gleich orientirt bleiben[2]. Dabei beherrscht ein solches Auge schon in seiner Ruhelage einen um so größeren Theil des Raumes, aus einer je größeren Zahl von Sehelementen es zusammengesetzt ist, weil dadurch nicht bloß die Zahl seiner Bildpunkte, sondern auch, vermöge der kegelförmigen Anordnung der Elemente, der Umfang der Richtungen, aus denen Licht in das Auge eintreten kann, zunimmt.

Gegenüber diesem in seiner Art vollendeten Bau des Insektenauges bieten nun andere Abtheilungen der Arthropoden vielfach Augenformen, deren optische Leistungen wahrscheinlich unvollkommener sind, die aber gleichwohl durch die Bildung eines einzigen brechenden Körpers eine

---

[1] Vitus Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Thiere. 1884. S. 136.

[2] Vgl. hierzu die Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Bildorientirung und Augenbewegung oben in Cap. VI, S. 232.

Uebergangsstufe darstellen zu dem einheitlichen, nur in seinen regelmäßig geordneten Sinneszellen die zusammengesetzte Beschaffenheit bewahrenden Auge der höheren Thiere. Dahin gehört z. B. das Auge der Arachniden. Es besteht, wie das Insektenauge, aus einer Menge stäbchenförmiger Retinulazellen, deren jede aber nach vorn in eine lichtere Ausscheidung übergeht. Diese Ausscheidungen verschmelzen dann an der dem einfallenden Lichte zugewandten Seite zu einer zusammenhängenden Schichte, die man als Glaskörper bezeichnet, und auf der sich von außen ein von der Chitinbedeckung des Leibes gebildeter linsenförmiger durchsichtiger Körper, eine Krystalllinse, auflagert. Indem es jedoch dieser Linse an allen Einrichtungen zur Einstellung auf verschiedene Entfernungen fehlt, sind die optischen Leistungen eines solchen Auges wahrscheinlich mangelhafter als die des facettirten Insektenauges. Jedenfalls kann es nur in einer bestimmten, nahen Entfernung relativ deutliche Bilder vermitteln, was aber offenbar bei der Lebensweise der Thiere dem Bedürfnisse genügt (Fig. 119). Das Bild in diesem einen gemeinsamen Krystallkörper besitzenden Auge ist aber nicht mehr ein aufrechtes, sondern ein umgekehrtes. Dem entsprechend bilden auch die dem Krystallkörper zugekehrten Enden der Sehzellen eine concave Oberfläche, und die Bewegungen des Auges erfolgen nach der Lage der Muskeln um einen inmitten des Auges gelegenen Punkt[1].

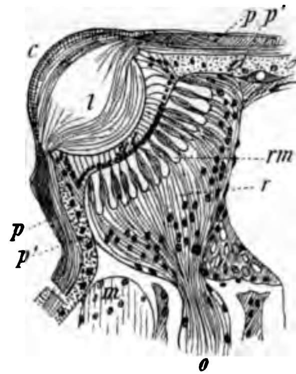


Fig. 119. Schnitt durch das Auge von Acantholophus hispidus, nach PURCELL. *l* Krystalllinse. *p* Pigmentzone unter der Cuticula. *c* Cuticula (äußerste Chitinschicht der Körperbedeckung). *p'* Pigmentzellen im Innern des Auges. *gl* Glaskörper. *r* Retinulae. *rm* Rhabdomen derselben. *m* ein durchschnittener Muskel. *o* Nervus opticus.

In dieser vom Integument aus erfolgenden Bildung einer den sämmtlichen Retinaelementen eines Auges gemeinsamen lichtbrechenden Vorrichtung und in der Aussonderung einer weiteren gemeinsamen Substanz von durchsichtiger Beschaffenheit, eines Glaskörpers, sind nun, so unvollkommen die Einrichtungen auf dieser ersten Stufe noch sind, doch die Grundlagen gegeben, auf denen sich die Bildung aller vollkommeneren Sehorgane erhebt. Schon in der Classe der Würmer, in deren einzelnen Abtheilungen die verschiedensten Entwicklungsformen des Sehorgans bis

[1] GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. 1879. F. PLATEAU, Recherches expér. sur la vision chez les Arthropodes. Bull. de l'acad. roy. de Belgique. 3. sér. t. 14, 1887. PURCELL, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894. S. 1.

zu völligem Mangel desselben angetroffen werden, findet sich so bei den im Meere lebenden Alciopiden eine zusammengesetzte Structur des einfachen Auges, die namentlich durch die mächtigere Entwicklung des Glaskörpers den einfacheren Bau des Arachnidenauges erheblich übertrifft (Fig. 120). Auch hier wird das Integument an der Stelle, wo es das Auge überzieht, durchsichtig und bildet so eine einfache Hornhaut, hinter der die geschichtete Linse liegt. Zwischen ihr und den Retinastäbchen findet sich aber ein ausgedehnter Glaskörper, der den Umfang des ganzen Auges bestimmt. Die Retinastäbchen, welche Pigmentschichten durchsetzen, zerfallen auch hier in zwei Glieder, in ein nach vorn gekehrtes Rhabdomen und in das nach hinten von der Pigmentschichte gelegene eigentliche Retinastäbchen.

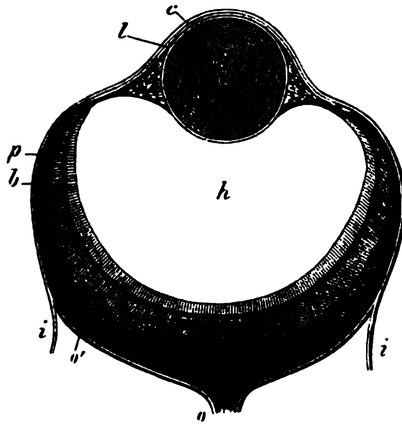


Fig. 120. Auge einer Alciopide, nach GREEFF. *i* Integument, als Hornhaut *c* die Vorderfläche des Auges überziehend. *l* Linse. *h* Glaskörper. *o* Sehnerv. *o'* Ausbreitung desselben. *p* Pigmentschichte. *b* Stäbchenschichte.

Von dieser Bildung unterscheidet sich das vollkommenste Auge in der Classe der Wirbellosen, dasjenige der Cephalopoden, wesentlich nur dadurch, dass sich in ihm die Linse von der Cornea entfernt, wodurch eine vordere Augenkammer entsteht, und dass, im Zusammenhang mit der freieren Beweglichkeit, die so die Linse gewinnt, ein deutlicher ausgebildeter Accommodationsapparat dieselbe umgibt. Alles dies sind Einrichtungen, die bereits vollkommen dem Wirbelthierauge gleichen. Nur in einer Beziehung erfährt das letztere noch eine wesentliche Metamorphose: in der Anordnung der Retinaelemente. Während diese im Auge aller Wirbellosen nach vorn gekehrt sind, so dass sich die Sehnervenfasern hinten in sie einsenken, bilden im Auge der Wirbelthiere die Nervenfasern die vorderste, zunächst dem Glaskörper benachbarte Retinaschichte. Auch die andern Elemente der Retina erfahren dem entsprechend eine vollständige Umkehrung ihrer Lage, indem von vorn nach hinten auf die Opticusfasern zunächst eine gangliöse Schichte und auf diese die Schichte der Retinastäbchen folgt. An ihnen entspricht dann das innere Glied den Retinulae, das äußere den Krystallstäbchen im Auge der Wirbellosen. Das Pigment endlich lagert sich in zusammenhängender Schicht auf die äußere Fläche der Netzhaut. Obgleich aber diese Umlagerung der Retinaelemente ein typisches Merkmal aller Wirbelthieraugen ist, gegenüber dem

in den Augen der Wirbellosen vorhandenen regulären Verhältniss der Sinneszellen zu ihren Nervenfasern, so findet sich doch gerade bei den niedersten Formen becherförmiger, einfacher Augen, wie sie bei den Plathelminthen und in analoger Form bei dem niedersten Wirbelthier, dem Amphioxus, vorkommen, die Anlage auch zu jener Umkehrung. Denn diese einfachen Augen pflegen die in die Nervenfaser übergehende Oeffnung der Sinneszelle dem Lichte zuzuwenden, indess das Pigment und demnach auch der eigentliche Körper der Zelle vom Lichte sich abwendet (Fig. 112). Möglicher Weise ist daher die Umkehrung der Lage eine bleibende Wirkung jener Wanderungen des Pigmentes unter dem Einfluss des Lichtes, wie sie als vorübergehende Wirkungen nicht bloß im facettirten Insektenauge, sondern wahrscheinlich in allen Sehorganen vorkommen.

Die für die Entwicklungsgeschichte der Sehfunctionen überaus wichtige Deutung des zusammengesetzten Insektenauges als eines aus zahlreichen relativ unabhängig functionirenden Sehelementen bestehenden Organs ist zuerst von J. Müller gegeben worden[1]. Er nannte demnach das durch solche Augen vermittelte Sehen ein »musivisches«, im Unterschiede von dem continuirlichen, das durch die mit einem einheitlichen Lichtbrechungsapparat ausgestatteten Augen zu stande komme. Späterhin wurde gegen diese Auffassung geltend gemacht, vermöge der linsenförmigen Krümmung der Hornhaut des facettirten Auges müsse schon jeder einzelne Krystallkegel das Bild eines einigermaßen ausgedehnten Gegenstandes entwerfen[2]. Die morphologische Thatsache, dass jedem Krystallkegel nur eine Sehzelle mit je einer Nervenfaser entspricht, sowie der Umstand, dass bei den Krebsen facettirte Augen ohne Krümmung der Hornhautfacetten vorkommen, widersprechen jedoch dieser Annahme[3]. Physiologisch wird sie überdies dadurch unwahrscheinlich, dass, wie Exner zeigte, das Bild im facettirten Auge kein umgekehrtes, sondern ein aufrechtes ist, womit zugleich, wie oben bemerkt, die ein Stück einer erhabenen Kugel bildende Anordnung der Retinulae sowie die Bewegungsweise dieser Augen zusammenhängt. Eine weitere Bestätigung bildet die von Exner beobachtete Pigmentwanderung, aus der sich überdies ergibt, dass, je nachdem diese Wanderung eintritt oder nicht, das zusammengesetzte Auge bald, wie das Müller als die Regel angenommen hatte, ein Appositionsbild, bald aber auch ein Superpositionsbild liefert: das erstere, wenn die Hauptmasse des Pigments, wie es im allgemeinen bei mäßiger Lichtstärke der Fall sein wird, ihre Ruhelage einnimmt, wobei die Zwischenräume der Krystallkegel relativ pigmentfrei bleiben; das letztere, wenn das Pigment in Folge stärkerer Lichtbestrahlung wandert und Scheidewände zwischen den Krystallkegeln bildet. In dem ersten dieser Fälle ist die Absorption durch das Pigment eine geringere, das Licht wirkt

[1] J. Müller, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. 1826, S. 337.
[2] Gottsche, Archiv für Anatomie und Physiologie. 1852, S. 483.
[3] Leuckart, Organologie des Auges, in Graefe und Sämisch, Handbuch der Augenheilkunde. Bd. 2, I. 1885, S. 295.

daher stärker auf die Sehzellen ein. Zugleich muss aber das Bild ein undeutlicheres sein, weil die in die verschiedenen Sehelemente eindringenden Strahlen weniger von einander geschieden werden. Es entsteht so eine der Empfindung schwacher Lichtreize zu gute kommende, aber die deutliche Bildauffassung hindernde Superposition der Bilder. Werden umgekehrt durch die in Folge der Lichtbestrahlung erfolgende Pigmentwanderung die einzelnen Sehelemente durch Pigment schärfer geschieden, so werden die von den einzelnen Krystallkegeln entworfenen Bilder lichtschwächer, aber deutlicher gesondert sein: das Bild ist nun, dem Charakter des »musivischen Sehens« entsprechend, mehr ein Appositionsbild. Es ist klar, dass im allgemeinen der Vorgang zwischen diesen beiden Extremen eine gewisse Mitte einhalten wird, dass er aber beim Sehen in die Ferne wegen der geringen Lichtstärke ferner Gegenstände mehr dem Superpositionsbild, beim Sehen in der Nähe dem Appositionsbild entsprechen wird, was zugleich dem vorzugsweise bei nahen Objecten bestehenden Bedürfniss der deutlichen Unterscheidung entgegenkommt.

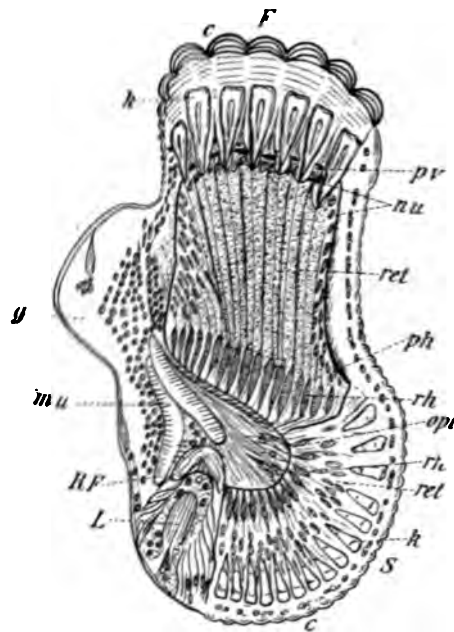


Fig. 121. Horizontalschnitt durch das Auge eines Tiefseekrebses (Stylocheiron mastigophorum), nach CHUN, etwa 100mal vergr. *F* Frontauge. *S* Seitenauge. *c* Hornhautfacetten. *k* Krystallkegel. *ret* Retinulae. *rh* Rhabdomen. *g* Ganglienzellen. *pv* vorderes Pigment. *ph* hinteres Pigment (tapetum). *nu* Kerne der Sehzellen. *mu* Augenmuskeln. *opt* Opticusfasern. *L* Leuchtorgan. *RF* Reflector des Leuchtorgans.

Einen Beleg zu diesen aus den phototropischen Pigmentwanderungen sich ergebenden Folgerungen über die Lichtadaptation des Arthropodenauges bilden gewisse Crustaceen der Tiefsee, bei denen die besonderen Lebensbedingungen eine solche Differenzirung der Adaptationseinrichtungen für Ferne und Nähe bewirkt haben, dass sich das Sehorgan selbst in zwei Augen geschieden hat: in ein dem Fernsehen dienendes Frontauge (*F* Fig. 121), und in ein dem Nahesehen dienendes, wahrscheinlich besonders beim Ergreifen und Verzehren der Nahrung in Anwendung kommendes Seitenauge (*S*). Beide Augen sind, wie stets die Augen der die dunkeln Tiefen des Meeres bewohnenden Thiere, sehr arm an Pigment, unterscheiden sich aber darin wesentlich von einander, dass das Frontauge weit längere Krystallkegel besitzt, eine Eigenschaft, die der Superposition der Lichtstrahlen zu gute kommen muss, während das Seitenauge die entgegengesetzte Eigenschaft hat und überdies bei den der Oberfläche näher lebenden Formen pigmentreicher ist. Dabei wird dann aber noch die geringere Lichterregung bei diesem Seitenauge durch

eine andere Anpassung compensirt, nämlich dadurch, dass sich in dichter Nähe desselben eines jener Leuchtorgane entwickelt hat, die bei den Thieren der Tiefsee weit verbreitet als specifische Metamorphosen der Hautorgane, namentlich der Hautdrüsen, vorkommen (*L* Fig. 121), und die, ähnlich wie im allgemeinen die Bewegungs- und die Accommodationsapparate, hier als Hülfsorgane des Gesichtssinnes functioniren[1].

3. Structur und Function der entwickelten Sinneswerkzeuge.

Je vollkommener sich die einzelnen Sinneswerkzeuge entwickelt und hren specifischen Leistungen angepasst haben, um so mehr verlieren sich natürlich die Spuren ihres gemeinsamen Ursprungs aus dem Hautsinnesorgan. Nur die Entwicklungsgeschichte bewahrt diese Spuren in der Entstehung aller Sinnesapparate aus der äußeren Keimschichte, dem Ektoderm (S. 28). Indem sich aber aus der gleichen Anlage auch das Nervensystem entwickelt, bietet schon der verschiedene Antheil, den die in die äußeren Sinnesapparate hineinwachsenden centralen Elemente an der Constitution der verschiedenen Sinneswerkzeuge nehmen, den Anlass zu einer weitgehenden Divergenz der Entwicklungen. Diese wird dann überdies noch durch die mannigfach abweichenden Umbildungen verstärkt, welche die aus der Körperbedeckung in die Constitution der Sinnesorgane eingehenden Elemente in Folge jener verändernden Einwirkungen der äußeren Reize erfahren, die man als »Anpassung an den Reiz« zu bezeichnen pflegt. So sehr es nun für das Verständniss der einzelnen Sinnesfunctionen erforderlich ist, den auf diese Weise sich ausbildenden besonderen Eigenthümlichkeiten der Structur nachzugehen, so unerlässlich ist es auf der andern Seite im Interesse des psychophysischen Problems der Beziehungen zwischen Empfindung und Reiz, jenen gemeinsamen Ausgangspunkt aller Sinnesentwicklung nicht aus dem Auge zu verlieren. Neben den specifischen Eigenschaften, die jedes der Sinneswerkzeuge in der Anpassung seiner Einrichtungen an die besonderen Sinnesreize erkennen lässt, wird darum hier stets zugleich die im Hintergrund stehende Frage zu erwägen sein, wie sich diese Eigenschaften aus den allgemeinen des Hautsinnesorgans muthmaßlich entwickelt haben. Darum werden bei der Schilderung der speciellen Einrichtungen der Sinneswerkzeuge des Menschen und der höheren Thiere nothwendig die im Vorangegangenen entworfenen Umrisse der allgemeinen Entwicklung der Sinnesfunctionen die leitenden Gesichtspunkte hergeben müssen. Dabei werden wir uns übrigens, wie dort, so auch hier, auf die Betrachtung der unmittelbar der Transformation der äußeren Reize in die Sinneserregungen

[1] CHUN, Atlantis. Biblioth. zoologica, Bd. 7, 1896, S. 193 ff.

dienenden Einrichtungen beschränken. Hinsichtlich der Bildung der mannigfachen Hülfsapparate dagegen, die namentlich die Functionen der höheren Sinnesorgane, Auge und Ohr, unterstützen, muss auf die anatomischen Darstellungen verwiesen werden.

Wir gehen aus von der Betrachtung desjenigen Sinnes, der sich noch bei den höheren Thieren die Bedeutung eines allgemeinen insofern bewahrt hat, als er nicht bloß über die ausgebreitetste Sinnesfläche verfügt, sondern auch allein eine größere Zahl disparater Empfindungsqualitäten, Schmerz, Druck, Kälte, Wärme, in sich schließt. Ihm zugeordnet sind diejenigen inneren Empfindungen, die, den Druckempfindungen verwandt, in bestimmten inneren Organen, in den Gelenken, Sehnen und Muskeln, ihren Sitz haben, und die wir oben (S. 363) als innere Tastempfindungen bezeichnet haben. Dagegen sollen jene vielleicht ebenfalls dem Hautsinn zunächst verwandten Sinneserregungen, die bei der sensorischen Regulirung des Gleichgewichts und der Bewegungen des Körpers eine wichtige Rolle spielen, und denen, neben dem eigentlichen Tastorgan, speciell die tonischen Sinnesapparate dienen, wegen ihrer nahen morphologischen Beziehungen im Zusammenhange mit dem Gehörorgan besprochen werden. Wo der Sinnesapparat des Menschen besondere, für die menschliche Sinnesentwicklung bedeutsame Eigenschaften darbietet, da wird derselbe der folgenden Schilderung zunächst zur Grundlage dienen. Wo sich dagegen aller Wahrscheinlichkeit nach specifische Unterschiede nicht vorfinden, wohl aber bei andern Wirbelthieren bestimmte Structurverhältnisse leichter zugänglich oder genauer erforscht sind, da werden wir diese zu Hülfe nehmen.

a. Hautsinnesorgane und Endgebilde des inneren Tastsinns.

In der äußeren Haut lassen die sensibeln Nerven eine dreifache Endigung unterscheiden: erstens eine freie zwischen den Zellen der Oberhaut, zweitens eine solche im Innern einzelner tiefer liegender Oberhautzellen, und drittens eine solche in Apparaten von mehr oder minder zusammengesetzter Beschaffenheit, die aber sämmtlich darin übereinstimmen, dass die Zellen des unter der Haut gelegenen Bindegewebes ihr Substrat bilden.

Wahrscheinlich gilt die Form der freien Endigung für die große Mehrzahl der sensibeln Nerven. Unmittelbar vor ihrer Endigung pflegen sich die Nervenfasern in feine, einen Terminalplexus bildende Fibrillen zu spalten (Fig. 122). Beim Menschen sind diese freien Nervenendigungen hauptsächlich im Hornhautepithel des Auges sowie an andern durch ein zarteres Epithel ausgezeichneten Körperstellen nachzuweisen. Es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sie auch bei ihm von ganz

allgemeiner Verbreitung sind, und dass diese die Zwischenräume zwischen den oberen Epidermiszellen erfüllenden Terminalfasern nirgends in die Zellen eindringen, sondern frei endigen, so dass also die äußere Haut und die an sie angrenzenden als Tastorgane dienenden Schleimhauttheile äußeren Reizen eine Fläche darbieten, auf der überall die Nervenfasern selbst unmittelbar, nicht erst durch die Dazwischenkunft besonderer Aufnahmeapparate, erregt werden können[1].

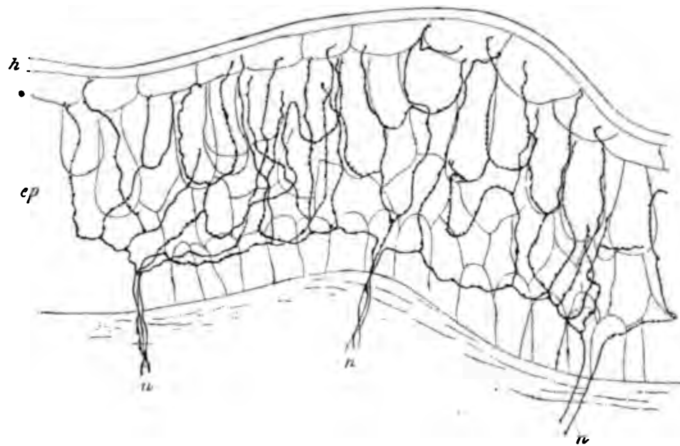


Fig. 122. Endigung sensibler Nerven in der Haut von Salamandra maculosa, nach G. RETZIUS. *h* Cuticula. *ep* Epidermiszellen. *n* Nervenbündel.

Spärlich nur scheint die zweite Endigungsform der Tastnerven, diejenige im Innern einzelner, tiefer gelegener Oberhautzellen vorzukommen. Diese in der Regel durch eine bedeutendere Größe ausgezeichneten Epithelzellen, nach ihrem Entdecker MERKEL'sche Tastzellen genannt, enthalten in ihrer dem eindringenden Nervenfaden zugewandten Seite eine schalenartige Verdickung, den sog. Tastmeniscus, in welchen der Nervenfaden unmittelbar übergeht (Fig. 123 *t*). Ueber die Verbreitung dieser Endigungsform ist man noch unsicher. Sie ist hauptsächlich an einzelnen, sehr empfindlichen Hauttheilen gewisser Thiere, z. B. am Schweinsrüssel, nachgewiesen. Zwar ist auch sonst in der Haut der Thiere und des Menschen da und dort ein Eindringen von Fibrillen in Oberhautzellen beobachtet worden. Doch bleibt diese Endigungsform in allen den Fällen zweifelhaft, wo das Vorkommen eines Tastmeniscus nicht constatirt wurde[2].

[1] TH. W. ENGELMANN, Die Hornhaut des Auges. 1867. IZQUIERDO, Beiträge zur Kenntniss der Endigung der sensibeln Nerven. 1879. G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. 2, 1891.

[2] FR. MERKEL, Ueber die Endigungen der sensibeln Nerven in der Haut der Wirbelthiere. 1880. SZYMONOVICZ, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 45, 1895.

Die dritte Endigungsweise zeigt mannigfache, zum Theil erheblich von einander abweichende Formen, die aber sämmtlich darin übereinstimmen, dass sich eine größere Menge feiner Nervenfasern vereinigt, um in einer der Einwirkung äußerer Reize besonders zugänglichen Lagerung zu endigen. Am deutlichsten tritt diese Begünstigung der Tastreize an den bei den Säugethieren die Nervenwurzeln umspinnenden Terminalnetzen hervor, wo einerseits die Hebelwirkung des Haares bei der Berührung desselben, anderseits die Menge der umspinnenden Nervenfasern die Wirksamkeit der Druckreize beträchtlich erhöhen muss. Dabei ist es bemerkenswerth, dass man, wenngleich spärlich, in der Reihe der Haarnervennetze auch Endigungen in Tastmenisken beobachtet hat (Fig. 123).

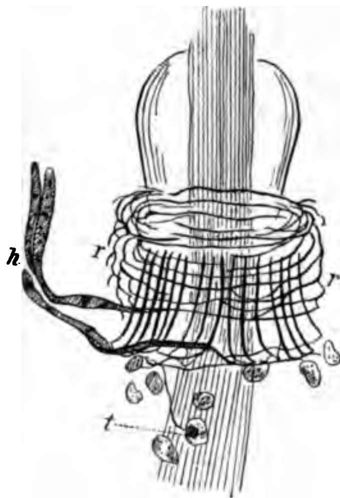


Fig. 123. Nervenendigung an einem Haar der weißen Maus, nach SZYMONOVICZ. *h* Nervenfasern. *r* Endnetz um den Anfang des Haarschafts. *t* einzelne Endigung in einer MERKEL-schen Tastzelle.

Eine Reihe weiterer Endigungen schließt sich an die Metamorphose von unter der Oberhaut gelegenen Bindegewebszellen an. Hier pflegen die Nervenfasern in eine mehr oder minder vergrößerte Bindegewebszelle einzudringen, um entweder als freie Endbüschel oder in der Form von Terminalnetzen zu endigen. Das erstere tritt am deutlichsten bei den in der Wachshaut des Entenschnabels gefundenen GRANDRY'schen Körperchen hervor: eine Nervenfaser breitet sich zwischen zwei oder mehr vergrößerten Bindegewebszellen aus, deren jede ein einem Tastmeniscus ähnliches Körperchen enthält (Fig. 124). Bei Behandlung mit geeigneten färbenden Reagentien zeigt es sich, dass eine Nervenfaser in die Zelle eindringt und auf dem Meniscus in einer büschelförmigen Verzweigung endet (Fig. 125). Die GRANDRY'schen Körper verhalten sich demnach, abgesehen von dem verschiedenen Ursprung und der verschiedenen Lage der Zellen, in welche die Endfibrillen eindringen, sehr ähnlich den MERKEL'schen Tastzellen[1].

Complicirtere Typen solcher zu Tastapparaten umgebildeter Bindegewebselemente bieten die KRAUSE'schen Endkolben, die MEISSNER'schen

[1] SZYMONOVICZ, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 48, 1897, S. 329. Lehrbuch der Histologie. 1901, S. 298 ff.

Tastkörper und die VATER'schen oder PACINI'schen Körper dar. Unter ihnen nähern sich die Endkolben, die man beim Menschen namentlich in der Bindehaut des Auges findet, noch am meisten den GRANDRY'schen Körperchen. Jeder derselben besteht aus einer von einer Bindegewebshülle umgebenen, dicht unter dem Epithel gelegenen Kapsel, in welche

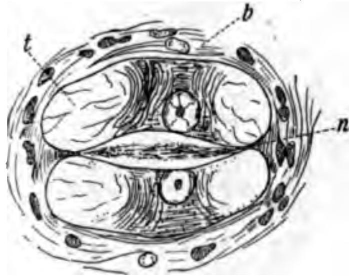


Fig. 124. GRANDRY'sche Tastkörper aus der Wachshaut des Entenschnabels, nach SZYMONOVICZ. Ein aus zwei Zellen bestehender Körper im Durchschnitt. *b* Bindegewebskapsel. *t* Tastmeniscus. *n* Nervenfasern.

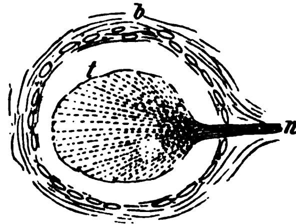


Fig. 125. Tastmeniscus eines GRANDRY-schen Körpers, mit Goldchlorid behandelt, nach SZYMONOVICZ. *b* Bindegewebskapsel. *t* Tastmeniscus. *n* Nervenfasern.

eine oder mehrere Achsenfasern eindringen, um in dem dickflüssigen Inhalt der Kapsel, der aus dem Protoplasma mit einander verschmolzener Zellen hervorgegangen ist, in einem dichten Knäuel zu enden (Fig. 126). Zuweilen sollen aus diesem Knäuel auch Nervenfasern zu benachbarten Endkolben treten[1]. Complicirter sind die MEISSNER'schen Tastkörper gestaltet, die vorzugsweise auf der Tastfläche der äußeren Haut, beim Menschen z. B. besonders zahlreich an den Fingerspitzen, vorkommen. Sie bestehen aus einer Kapsel, die von zahlreichen Zellen erfüllt ist, welche aber comprimirt und verklebt sind, so dass nur noch ihre Kerne deutlich unterscheidbar bleiben. Mehrere markhaltige Nervenfasern dringen in das Innere eines solchen Kolbens ein, und meist scheint sich auf je einer Tastscheibe auch eine Nervenfibrille auszubreiten (Fig. 127)[2]. Eine letzte Form solcher Endapparate sind endlich die VATER-PACINI'schen Körper. Sie bilden die voluminöseste, oft über 2 Millim. in ihrer Länge erreichende Form sensibler Apparate und finden sich hauptsächlich in tiefer gelegenen Theilen, unter der Haut, außerdem im Mesenterium, in



Fig. 126. Endkolben aus der Bindehaut des Auges, vom Menschen, nach KÖLLIKER.

[1] DOGIEL, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 37, 1891, S. 602.
[2] DOGIEL, ebend. S. 182.

den Gelenkkapseln. Jeder derselben bildet ein mehrschichtiges Kapselsystem, in dessen Innerem ein von einem Nervenfaden durchzogener Canal sich befindet. Der Nervenfaden theilt sich zuletzt in mehrere, oft in zahlreiche Fibrillen, die schließlich in Endknospen auslaufen (Fig. 128)[1].

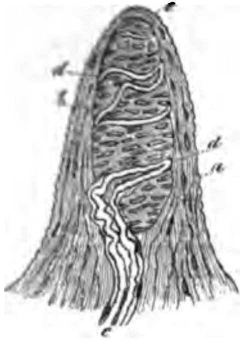


Fig. 127. Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen. nach KÖLLIKER. *a* Rindenschichte der Papille, aus Bindesubstanz mit feinen elastischen Fasern bestehend. *b* Tastkörperchen, mit queren Kernen besetzt. *c* zutretende Nervenstämmchen. *d* Nervenfasern, die das Körperchen umspinnen. *e* scheinbares Ende einer solchen.



Fig. 128. VATER'scher Körper aus dem Gekröse der Katze, nach H. FREY. *a* Nerv mit seiner Hülle. *b* Kapselsysteme des Körpers. *c* Achsencanal, in welchem die Nervenfaser endigt.

Die Bedeutung der geschilderten Endapparate für die durch das Hautsinnesorgan und die tieferen zum Tastgebiet gehörigen Theile vermittelten Empfindungen ist noch vielfach unsicher, da uns kaum directe Hülfsmittel zur isolirten Reizeinwirkung auf die einzelnen Gebilde, noch viel weniger solche zur Untersuchung der in ihnen durch den Reiz eingeleiteten Vorgänge zu Gebote stehen. Die einzige Grundlage zu irgend welchen Schlussfolgerungen bleibt daher die Vergleichung der Ergebnisse, welche die physiologischen Versuche über die Reizbarkeit der einzelnen Hautpunkte liefern, mit der anatomischen Verbreitung der verschiedenen Formen, sowie das was sich den Structurverhältnissen der einzelnen

[1] Ueber die mannigfachen Abweichungen in der Form dieser Endigung vgl. die Abbildungen von AXEL KEY und RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Bd. 2, 1876, Tafel XXVIII. Eine specielle Form der VATER'schen Körper sind die sogenannten HERBST'schen Körperchen, die neben den GRANDRY'schen Zellen in der Wachshaut des Entenschnabels vorkommen. Vgl. über dieselben SZYMONOWICZ, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 48, 1897, S. 347.

Gebilde entnehmen lässt. Hält man sich, ohne Voreingenommenheit für irgend welche herrschende Hypothesen, an diese Gesichtspunkte, so scheinen sich nun für zwei unter den vier dem Hautsinnesorgan zukommenden Empfindungen, für Schmerz und für Druck, die Beziehungen zu bestimmten Arten der Nervenendigung unzweideutig zu ergeben. In Anbetracht des Umstandes nämlich, dass die Schmerzempfindung zwar zuweilen auch bei stärkerer Reizung tiefer liegender Theile entstehen kann, aber doch vorzugsweise und schon bei verhältnissmäßig geringen Reizstärken besonders bei der Reizung distincter, sehr oberflächlich gelegener Punkte der Haut ausgelöst wird, scheint alles dafür zu sprechen, dass nicht besondere Endapparate, sondern die Nervenendigungen zwischen den oberflächlichen Oberhautzellen selbst (Fig. 122) die Orte der Schmerzerregung sind. Dem steht die Thatsache, dass es, wie wir unten (in Cap. X) sehen werden, bestimmte Schmerzpunkte gibt, zwischen denen ganze Hautstrecken gar keinen oder nur auf tiefer eindringende Reize Schmerz zeigen, durchaus nicht im Wege, da das in Fig. 122 dargestellte Terminalnetz ziemlich weite Maschen zwischen sich frei lässt. Es besteht also die größte Wahrscheinlichkeit dafür, dass die distincten Schmerzpunkte solche Punkte sind, an denen ein eindringender Reiz nahe an der Oberfläche direct einen feinen Faden des Terminalnetzes trifft. Auch die Beobachtung, dass einzelne der Schmerzpunkte reizbarer sind als andere, lässt sich damit wohl in Einklang bringen, da die Reizbarkeit einer Endfibrille immer in einem gewissen Grade von ihrer Lage abhängig sein wird. Aehnlich kann über diejenigen Endgebilde, die in der Haut des Menschen und der höheren Thiere in specifischer Weise der Einwirkung der Druckreize angepasst sind, kaum ein Zweifel bestehen. Da sich an den vorzugsweise tastempfindlichen Stellen die MEISSNER'schen Tastkörper in besonders dichter Menge finden, so werden vor allem diese als Organe der Druckempfindungen gelten dürfen. Neben ihnen haben aber sichtlich auch die die Haarbälge umspinnenden Fibrillennetze (Fig. 123) eine analoge Bedeutung, da die Punkte der Haarwurzeln ebenfalls besonders druckempfindliche Punkte sind, und da überdies, wie M. VON FREY feststellte, das Verhältniss zwischen Tastkörpern und Haarwurzelnetzen ein solches ist, dass die Tastkörper nur an unbehaarten Stellen der Haut vorkommen[1]. Damit ist zugleich eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die Art, wie die Druckreize auf diese Gebilde einwirken, und für die Rolle, welche die Endorgane selbst bei dieser Einwirkung spielen, gegeben. Da nämlich die Nervennetze der Haare jeder zwischen den Endfibrillen und den

[1] M. VON FREY, Untersuchungen über die Sinnesfunctionen der menschlichen Haut. I. Abh. der Sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. 13, 1896, S. 177.

Druckreizen eingeschalteten Zwischenapparate entbehren, während dagegen ebensowohl ein einwirkender Reiz durch die Hebelwirkung des Haares, wie die Empfindlichkeit für denselben durch die Uebertragung auf zahlreiche Nervenfasern verstärkt wird, so scheint hier allen Bedingungen genügt zu sein, welche die Uebertragung leiser Reize auf die Nerven selbst begünstigen, ohne dass Zwischenorgane und ihnen entsprechende Transformationen des Reizes vor seiner Einwirkung auf den Nerven in Betracht kommen. Geht man hiervon aus, so wird nun auch die Einrichtung der MEISSNER'schen Tastkörper in analogem Sinne mechanisch verständlich, nur dass hier die Uebertragung der Druckreize auf die Nervenfibrillen derart vermittelt wird, dass keine Hebelwirkung, sondern bloß eine Verstärkung der Reizbarkeit mittelst der Superposition zahlreicher empfindender Punkte stattfindet. Dies scheint nach den Beobachtungen von DOGIEL dadurch erreicht zu sein, dass sich in jeder der über einander geschichteten Tastscheiben, in welche der Tastkörper zerfällt, ein Achsencylinder in seine Endfibrillen auflöst. Neben der so stattfindenden Addition der Druckreize dürften dann außerdem die äußeren Schichten der Tastkörper, ähnlich wie in anderer Weise die Haare, Schutzgebilde darstellen, welche die Einwirkung von sonstigen Reizen, besonders Schmerzreizen, hindern. Denn die Beobachtung zeigt, dass trotz der zahlreichen in der Haut vorkommenden schmerzempfindlichen Punkte gerade die Tastpapillen erst auf tiefer eindringende Reize mit Schmerz reagiren. Nun hat man allerdings gegen diese Auffassung der Tastkörper als mechanischer Hülfsapparate eingewandt, die Reizbarkeit der Druckpunkte übertreffe diejenige der bloßgelegten sensibeln Nerven um mehr als das hundertfache, und bei dauernder Reizeinwirkung auf dieselben entstünden dauernde Empfindungen, die sogar, nachdem der Reiz vorübergegangen ist, noch einige Zeit nachwirkten, was alles bei der directen Reizung des Nerven nicht zutreffe[1]. Aber die Vervielfältigung der Reizung und die Ausbreitung des Drucks in dem Tastkörper erklären, gerade wenn man diesen als einen Zwischenapparat im mechanischen Sinne auffasst, vollkommen jene Eigenschaften, während dabei doch zugleich begreiflich wird, dass die Nachwirkung der Reize hier eine sehr viel kürzere ist als bei den chemischen Sinnen, indem intermittirende Tastreize noch unterschieden werden, wenn ihre Intervalle nur sehr kleine Bruchtheile einer Secunde betragen. Beruhte der Reizungsvorgang, wie VON FREY annimmt, auf der Auslösung eines chemischen Processes innerhalb des Tastkörpers, so würden nicht nur jene Einrichtungen zur Multiplication der Reizeinwirkungen unverständlich bleiben, sondern es würde auch zu erwarten sein, dass die

[1] M. VON FREY und F. KIESOW, Zeitschr. für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Bd. 20, 1899, S. 126.

Nachwirkung den viel bedeutenderen Zeitwerthen, die wir beim Geruchs-, Geschmacks- und Gesichtssinn beobachten, wenigstens einigermaßen nahe käme[1]. Zudem scheint es, wenn die Nervennetze der Haarpapillen und die Tastkörper Organe gleicher Art sind, die gewissermaßen stellvertretend für einander eintreten, kaum wahrscheinlich, dass in beiden Fällen ganz verschiedene Formen der Reizwirkung vorliegen. Wo endlich sowohl die Haare wie die Tastkörper fehlen, oder wo die letzteren sehr weit von einander entfernt sind, da ist zwar die Druckempfindlichkeit eine viel geringere und auch in ihrer Qualität etwas veränderte, aber sie fehlt keineswegs, und sie lässt sich immerhin noch bei so schwachen Druckreizen nachweisen, dass eine Fortpflanzung der Erregung auf die nächsten Tastkörper oder Haarpapillen ausgeschlossen scheint. Alle diese Thatsachen dürften die Annahme von specifischen Endorganen, ohne die überhaupt keine Druckempfindung zu stande komme, in hohem Grade unwahrscheinlich machen.

Von den andern Organen des Tastsinns zeigen die Endkolben und die VATER-PACINI'schen Körperchen in ihrer Structur eine unverkennbare Analogie mit den MEISSNER'schen Tastkörpern. Auch legen die Verhältnisse ihrer Verbreitung die Annahme nahe, dass sie ebenfalls Organe der Druckempfindung sind, die theils eine verstärkte Wirkung der Druckreize, theils einen Schutz gegen andere Einwirkungen, namentlich gegen Schmerzreize, gewähren. So finden sich in der gegen leise Berührungen sehr empfindlichen Conjunctiva des Menschen keine Tastkörper, dafür aber zahlreiche Endkolben. Die VATER'schen Körper sind tiefer liegende Gebilde, die in besonders großer Menge in den Gelenken und Sehnen vorkommen, in Theilen also, die bei den Bewegungen und Stellungen der Glieder innere Druckempfindungen vermitteln. Diese dürften zwar in ihrer Qualität etwas von den Druckempfindungen abweichen, im allgemeinen scheinen sie aber doch dem gleichen Empfindungssystem anzugehören.

Kann über die Substrate der Schmerz- und der Druckempfindungen, abgesehen von den ihnen gegebenen Deutungen kaum mehr ein erheblicher Zweifel herrschen, so befinden wir uns dagegen hinsichtlich derjenigen Einrichtungen, welche Kälte- und Wärmeempfindungen bewirken,

[1] M. VON FREY, Untersuchungen über die Sinnesfunctionen der menschlichen Haut. Abhandl. der Sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. 23, 1896, S. 258. Da die Entstehung der Druckempfindung an die Deformation der Haut gebunden ist, so nimmt VON FREY an, der gesteigerte osmotische Druck bewirke im Tastkörperchen die chemische Zersetzung, die als der eigentliche Reiz wirke. Diese Theorie ließe eine Nachdauer der Reizung erwarten, die mindestens derjenigen der Geschmacks- oder Lichtreize gleichkäme. In Wirklichkeit ist aber diese Nachdauer höchstens halb so groß wie die der Nachbilder. Vgl. oben S. 366 und unten Cap. X, 1, wo auch erst die weiteren, aus den speciellen functionellen Verhältnissen sich ergebenden Gesichtspunkte erörtert werden können.

noch. sehr im Dunkeln. Man könnte etwa denken, die MERKEL'schen Tastzellen (Fig. 123 *t*), die am meisten von den typischen Formen der Druckorgane abweichen, seien Temperaturapparate. Aber unsere Kenntniss ihrer Verbreitung ist viel zu unvollkommen, um dieser Vermuthung irgend einen Grad von Wahrscheinlichkeit zu geben; und wenn auch, gerade so wie bei den Druckempfindungen, bestimmte Punkte der Haut für Kältereize, andere für Wärmereize besonders empfindlich sind, so lässt sich daraus doch auf specifische Wärme- und Kälteorgane um so weniger mit Sicherheit schließen, als in diesem Fall vielfach Erscheinungen vorkommen, welche die absolute Trennung der betreffenden Punkte zweifelhaft erscheinen lassen[1]. Was hier am ehesten an specifische Apparate denken lässt, die nicht bloß als Uebertragungsorgane functioniren, das ist der Umstand, dass die reizempfindlichen Punkte auch auf andere Reize, auf mechanische, elektrische, ja die Kältepunkte unter Umständen sogar auf Wärme, in der ihnen eigenen Qualität reagiren. Trotzdem scheint es voreilig, wenn man auf Grund dieser rein physiologischen Thatsachen ohne weiteres bestimmte anatomische Substrate voraussetzt. So lange diese nicht nachgewiesen sind, bleibt immer die Möglichkeit, dass die Erscheinungen der sogenannten Kälte- und Wärmepunkte auf localen Bedingungen der Nervenreizung beruhen, die mit specifischen Organen gar nichts zu thun haben; und je mehr gegenwärtig die Endigungsweisen der Hautnerven durchaus nicht mehr als eine absolute terra incognita gelten dürfen, um so mehr gewinnt dieser zweite mögliche Fall an Wahrscheinlichkeit. Es könnte z. B. sehr wohl sein, dass die Empfindungen der Kälte und Wärme durch eine Gefäßnervenreizung hervorgerufen würden, worauf dann erst indirect, in Folge der bei der Kälte stattfindenden plötzlichen Contraction der kleinsten Arterien und der bei der Wärme erfolgenden Erweiterung derselben, die aufgehobene Blutzufuhr die Kälte-, die vermehrte die Wärmeerregung in den Nerven auslöste. Damit würden zugleich die wechselnden Temperaturempfindungen im Frost- und Hitzestadium des Fiebers verständlich. Denn im Froststadium empfinden wir Kälte, obgleich die Temperatur der Haut in der Regel nicht herabgesetzt, sondern erhöht ist, specifische Temperaturorgane also mit Wärmeempfindung reagiren müssten. Was hier regelmäßig die Temperaturempfindungen begleitet, das ist aber bei der Kälte die Contraction, bei der Wärme die Erweiterung der kleinsten Arterien. Aus dieser Annahme einer vasomotorisch bewirkten Erregung würde sich aber nicht nur erklären, dass neben den thermischen auch mechanische oder elektrische Reize die gleichen Empfindungen hervor-

[1] Vgl. das Nähere hierüber unten Cap. X. 1.

bringen können, sondern es würde auch die Thatsache, dass die sogenannten Wärmepunkte schwerer und langsamer als die Kältepunkte ansprechen, nebst noch manchen andern, später zu erwähnenden Beobachtungen begreiflich werden. Denn alle diese Erscheinungen des Eintritts und Verlaufs der Temperaturempfindungen stimmen mit den entsprechenden Erscheinungen der vasomotorischen Erregung bis ins Einzelnste überein[1].

Nimmt man alles zusammen, was sich thatsächlich über die Eigenschaften des Hautsinnesorgans und seiner Ergänzungen durch die inneren Tastorgane feststellen lässt, so hat demnach dieses Sinnesgebiet offenbar auch hinsichtlich der in ihm vereinigten besonderen Einrichtungen den Charakter eines allgemeinen Sinnes, bei welchem die Differenzirung der Functionen zwar in der Ausbildung einzelner Hülfsapparate zum Ausdruck kommt, wo aber doch schließlich die dem Gesammtorgan zugehörenden Empfindungsnerven noch sehr verschiedene Reize aufnehmen, um je nach der Beschaffenheit derselben qualitativ abweichende Empfindungen zu vermitteln. Die Verhältnisse des Hautsinnesorgans selbst bieten daher keine zureichenden Anhaltspunkte, um die zuweilen wie ein feststehendes Dogma ausgesprochene Behauptung zu rechtfertigen, ein Hautnerv müsse aus Bestandtheilen zusammengesetzt sein, denen an und für sich ganz verschiedene Empfindungsfunctionen zukommen, so dass Druck, Schmerz, Kälte, Wärme jedes an besondere Nervenfasern gebunden wären. Vielmehr spricht die größte Wahrscheinlichkeit dafür, dass den verschiedenen Reizwirkungen auf die Tastnervenfasern in diesen selbst verschiedene Reizungsvorgänge entsprechen können. Nicht in den Nerven, ja nicht einmal in den Endigungen der Nerven im Hautsinnesorgan, sondern in der Beschaffenheit der äußeren Sinnesreize scheint somit in letzter Instanz der Unterschied der Empfindungsqualitäten des allgemeinen Sinnes begründet zu sein. Die specifischen Endgebilde der Druckempfindungen aber, die uns allein hinsichtlich ihrer Function einigermaßen bekannt sind, die Tastkörper, die Endkolben und die Fibrillennetze der Haare, besitzen nicht den Charakter von Organen, in denen der Reiz in eine von dem äußeren Vorgang völlig abweichende Form transformirt wird, um dann erst in dieser auf die Empfindungsnerven einzuwirken, sondern sie scheinen lediglich mechanische Zwischenorgane zu sein, die den Reiz in einer den besonderen Zwecken des Tastens angepassten Weise auf die sensibeln Empfindungsnerven übertragen.

---

[1] Die näheren Nachweise hierzu vgl. unten Cap. X, 1, c.

b. Geruchs- und Geschmacksorgane.

Den vier speciellen Sinnesorganen ist die Einrichtung gemeinsam, dass die Endfibrillen der Nerven in Sinneszellen endigen, wobei diese entweder die Bedeutung von Ganglienzellen oder die von metamorphosirten Epithelzellen besitzen (S. 39, 177). Am einfachsten gestalten sich diese Verhältnisse beim Geruchsorgan, wo die Sinneszellen selbst peripher gelagerte Nervenzellen sind und der nervöse Theil des Sinnesapparats lediglich als ein weit vorgeschobener Theil der Hirnrinde erscheint. (Vgl. S. 179, Fig. 76.) Jede Geruchszelle geht hinten in eine Achsenfaser über, vorn gegen die freie Sinnesfläche läuft sie in einen epithelartigen Faden oder stiftförmigen Fortsatz aus. Zwischen diesen nervösen Riechzellen sind dann wahre Epithelzellen, sogenannte Stützzellen, von cylindrischer Form gelagert (Fig. 129). Dabei zeigen übrigens die Riechzellen mannigfache Formunterschiede. Bei den niederen Wirbelthieren (Fischen, Amphibien, Vögeln) sind sie von einem Cilienbüschel besetzt; bei den Säugethieren enden sie abgestumpft gegen die Schleimhautfläche[1].

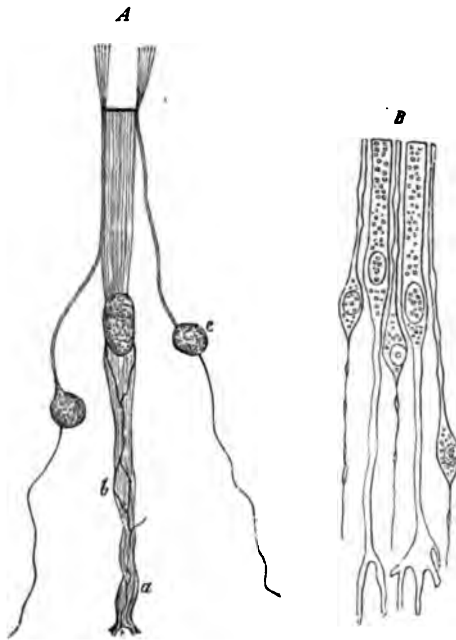


Fig. 129. *A* Epithelzelle und zwei Riechzellen vom Proteus, nach BABUCHIN. *a* Epithelzelle, mit großem ovalem Kern, das hintere Ende (bei *b*) mit feinen faserigen Fortsätzen versehen. *c* Riechzelle. *B* Epithel- und Riechzellen vom Menschen, nach M. SCHULTZE.

Von diesem Verhalten unterscheiden sich die Endorgane des Geschmackssinns schon dadurch, dass sie auf scharf begrenzte Stellen der Mundhöhlen- und namentlich der Zungenschleimhaut beschränkt sind. Als solche zerstreute, mit zahlreichen Nervenfibrillen verbundene Zellen-

[1] SCHULTZE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. 1862. BABUCHIN in STRICKERS Gewebelehre. S. 964. EXNER, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 3. Abth. Bd. 63, 65, 76. SUCHANNEK, Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 36, S. 375 ff. V. BRUNN, ebend. Bd. 39, S. 632 ff.

gruppen finden sich Anhäufungen von Sinneszellen, die man als Geschmackszellen deutet, schon bei zahlreichen Wirbellosen, und dann in der Form knospenartiger, in Vertiefungen der Schleimhaut gelegener Körper, der sogenannten Geschmacksknospen oder Schmeckbecher, bei allen Wirbelthieren, von den Fischen bis herauf zu den Säugethieren. Bei diesen liegt jede Geschmacksknospe in einer flaschenförmigen Vertiefung der Schleimhaut, welche von einer eigenthümlich gestalteten Fortsetzung des Epithels ausgekleidet wird (Fig. 130). Die in diesen Vertiefungen gelagerten Stütz- oder Deckzellen sind von spindelförmiger Gestalt (Fig. 131 *b*);



Fig. 130. Schmeckbecher aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens, nach ENGELMANN.



Fig. 131. *a* Geschmackszellen, *b* eine Geschmackszelle und zwei Deckzellen isolirt; aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens, nach ENGELMANN.

in dem von ihnen umschlossenen Hohlraum finden sich dann die eigentlichen Schmeckzellen (*a*). Sie sind ebenfalls spindelförmig, unterscheiden sich aber durch ihre schlankere Form, ihren größeren Kern, sowie durch stark verjüngte Fortsätze, in welche ihre beiden Enden übergehen. Der nach innen gerichtete Fortsatz läuft unmittelbar als feine Fibrille in ein die Basis des Schmeckbechers ausfüllendes Fibrillennetz aus, in welches Ganglienzellen eingeschaltet sind, und aus welchem eine größere Nervenfaser entspringt. Diese nimmt dann außerdem andere Fibrillen auf, die sich aus den zwischen den Epithelzellen in der Umgebung der Geschmacksknospen liegenden, der Endigung in der äußeren Haut (Fig. 122) gleichenden Terminalnetzen sammeln (Fig. 132). Der nach außen gerichtete Fortsatz der Schmeckzelle endet entweder mit einem der Oberfläche zugekehrten kurzen stiftförmigen oder mit einem längeren cylindrischen Fortsatz: daher man die Zellen selbst mit SCHWALBE in Stiftzellen und Stäbchenzellen unterscheiden kann[1]. Offenbar sind hiernach

[1] ENGELMANN, STRICKERS Gewebelehre, S. 822 ff. SCHWALBE, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. 1887, S. 38 ff. RETZIUS, Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. 4, 1892, S. 19. DOGIEL, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 49, 1897, S. 769 ff.

die Riech- und die Schmeckzellen Endorgane von sehr ähnlicher Beschaffenheit. Bei beiden sind es stäbchen- oder cilienförmige Fortsätze der Zelle, auf welche zunächst die Sinnesreize einwirken, und welche den in ihnen ausgelösten Vorgang dann erst auf Nervenfibrillen übertragen. Es liegt daher nahe, in diesen Sinneszellen Gebilde zu sehen, in denen durch die Einwirkungen der Riech- und Schmeckstoffe chemische Zersetzungen erzeugt werden, die nun als die eigentlichen Nervenreize auf die aus den Sinneszellen entspringenden oder mit ihnen in Contact stehenden Nervenfasern einwirken, so dass gegenüber den bei dem Tastsinn bestehenden Einrichtungen directer Uebertragung offenbar hier dem Sinnesreiz eine mehr indirecte Wirkung zukommt. Klar spricht sich dieses Verhältniss vor allem in dem Geschmacksorgan aus, da dieses zugleich Tastorgan ist und sich als solches durch eine hohe Tastempfindlichkeit auszeichnet. Hier sieht man nämlich zunächst in den Sinneszellen der Geschmacksknospen Einrichtungen zu einer indirecten Reizung der Nerven getroffen, die durch die chemische Zersetzung in der Sinneszelle vermittelt wird, und sodann dicht daneben in dem umgebenden Terminalnetz des Epithels solche zu einer directen Reizung der Tastnervenfasern (Fig. 132). In der nahen Verbindung, in die im Geschmacksorgan beiderlei Einrichtungen zu einander gebracht sind, liegen aber zugleich einige wichtige Unterschiede zwischen den beiden chemischen Sinnen begründet. Die Riechfläche ist in den auf das reichste mit Sinneszellen ausgestatteten Theilen für Tastreize nahezu unempfindlich, daher auch die Geruchsempfindungen nur sehr unbedeutende Complicationen mit Tastempfindungen zeigen, wobei die letzteren meist nur durch die Reizung benachbarter Theile, wie des Gaumens oder des Naseneingangs, erzeugt werden. Beim Geruchssinn ist daher der Charakter des chemischen Sinnes reiner ausgeprägt. Die Geschmacksempfindungen verbinden sich dagegen stets mit Tastempfindungen, und gewissen Geschmäcken, wie z. B. dem Laugenhaften, dem Sauren, dem Salzigen, verleihen diese Verbindungen wenigstens theilweise ihren eigen-

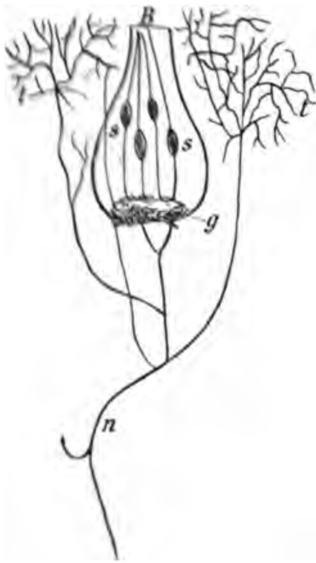


Fig. 132. Nervenausbreitung in einer Geschmacksknospe und in deren Umgebung, von einem Knochenfisch (Sterlet), nach DOGIEL. *B* Schmeckbecher. *s* Schmeckzellen (die Deckzellen entfernt). *n* Nerv. *g* Endnetz desselben in dem Schmeckbecher. *t t* Terminalnetz der Tastfasern in der umgebenden Schleimhaut.

thümlichen Charakter. Ihren anatomischen Ausdruck findet diese Thatsache theils darin, dass die Geschmacksknospen mit ihren Sinneszellen überall von den Terminalnetzen der Tastnerven umgeben sind, theils darin, dass sich die von beiderlei Organen stammenden Fibrillen zu gemeinsamen Nerven sammeln. Auf diese Weise ist in der Organisation des Geschmackssinns der Zusammenhang des specifischen Sinnes mit dem allgemeinen Sinn dauernd ein engerer als bei dem Geruchssinn, ganz entsprechend der verschiedenen genetischen Stellung der Sinneszellen. Denn die Schmeckzellen sind ursprünglich Epithelzellen, die erst secundär, durch die Verbindung mit Nervenfasern, zu nervösen Endzellen geworden sind, während die Geruchszellen, als peripher gelagerte Nervenzellen, unmittelbar die Centralpunkte des äußersten der Neuronengebiete darstellen, in die sich das Riechcentrum des Gehirns gliedert. Doch dürfte dieses abweichende genetische Verhalten kaum einen wesentlichen functionellen Unterschied hinsichtlich der Beziehungen der Vorgänge in den Sinneszellen zu den äußeren Reizen mit sich bringen: in beiden Fällen bleibt der wirkliche, directe Nervenreiz ein durch äußere chemische Einwirkungen ausgelöster chemischer Vorgang in dem Protoplasma der Sinneszelle. Ueber die Natur dieses Vorgangs wissen wir nichts. Die einzigen Thatsachen, mittelst deren wir auf ihn Rückschlüsse machen können, sind einerseits in der Natur der äußeren Reize, anderseits in der Beschaffenheit der Empfindungen gegeben. Von diesen beiden Seiten her zeigt sich nun durch das ganze Wirbelthierreich hindurch, mit wenigen, in besonderen Lebensbedingungen begründeten Ausnahmen, eine ungeheure Ueberlegenheit des Geruchssinns. Morphologisch prägt sie sich darin aus, dass die Bildung des Riechorgans, ähnlich wie sonst nur noch die des Sehorgans der Wirbelthiere, direct von den Centralorganen ausgeht, indem bestimmte Theile der Hirnanlage in die peripheren Theile hineinwachsen, um dann hier erst secundär eine entsprechende Differenzirung des Integumentes zu verursachen, indess das Geschmacksorgan umgekehrt primär aus einer Differenzirung des Hautsinnesorgans entsteht. Dieser morphologischen Prävalenz des Riechorgans, die ihren Ausdruck darin findet, dass sich in den Lobi olfactorii des Fischgehirns die ganze Entwicklung des Vorderhirns der Wirbelthiere bis zum Menschen herauf vorbereitet[1], entspricht nun selbst da noch, wo der Geruchssinn, wie beim Menschen, verhältnissmäßig zurückbleibt, und sich das Vorderhirn nach ganz anderen Richtungen hin differenzirt hat, immerhin im Vergleich mit dem Geschmackssinn ein großer Reichthum von Formen der Erregung und ein sehr hoher Grad der Erregbarkeit. Diese functionellen

[1] Vgl. oben Cap. V, S. 261.

Unterschiede, die uns unten (in Cap. X) näher beschäftigen sollen, werden bei den Säugethieren und dem Menschen nur dadurch gewissermaßen ausgeglichen, dass hier beide Organe in eine enge räumliche Verbindung mit einander gebracht sind, vermöge deren sich die Geruchs- und die Geschmacksempfindungen wieder in analoger Weise zu festen Complicationen verbinden, wie die Geschmacks- mit den Tastempfindungen des Geschmacksorgans.

Trotz der erwähnten Verschiedenheit in der Mannigfaltigkeit der Reize und der Empfindungen entspricht nun aber der analogen Endigung in Sinneszellen bei beiden Sinnesgebieten eine analoge Gleichförmigkeit der morphologischen Eigenschaften der Endgebilde. Ihr entspricht höchst wahrscheinlich auch eine functionelle Gleichartigkeit der verschiedenen Theile der Riech- und der Schmeckfläche. Bei der Riechfläche mangelt es hierfür allerdings an einem directen Nachweis, da eine isolirte Prüfung distincter Punkte der Riechschleimhaut kaum ausführbar und jedenfalls bis jetzt nicht ausgeführt ist. Bei der Schmeckfläche gelingt es aber leicht nachzuweisen, dass alle diejenigen Theile der Zunge, denen die Schmeckbecher fehlen, auch der Geschmacksempfindlichkeit ermangeln. Dagegen ist es trotz der eifrigsten Bemühungen nicht möglich gewesen, einen einzelnen Punkt zu finden, der nur für süß, nur für bitter u. s. w. empfindlich wäre. Bloß in der relativen Empfindlichkeit gegenüber den verschiedenen Geschmacksstoffen finden sich bemerkenswerthe Unterschiede, indem gewisse Theile der Zunge für süß empfindlicher sind als für bitter, andere umgekehrt u. s. w.[1]. Aber daneben besteht eben doch eine allgemeine Gleichförmigkeit des Verhaltens insofern, als jede begrenzte Stelle der Schmeckfläche, gerade so wie vermuthlich jede der Riechfläche, alle Reize des betreffenden Sinnesgebietes empfindet.

Nun lässt sich im allgemeinen eine doppelte Form denken, in der eine chemische Reizung in einem Sinnesorgan verschiedene chemische Vorgänge auslöst. Entweder kann für jede Art chemischer Reizung, der eine qualitativ verschiedene Empfindung entspricht, auch eine specifische Art von Sinneszellen existiren; oder es kann umgekehrt jeder der adäquaten chemischen Reize in jeder Sinneszelle abweichende, mit seiner eigenen Beschaffenheit wechselnde chemische Veränderungen hervorbringen, die als directe Empfindungsreize wirken. Endlich ist auch noch ein mittleres Verhalten möglich, indem zwar alle Sinneszellen auf alle Reize des Sinnesgebiets, aber einzelne doch mehr auf diese, andere mehr auf jene ansprechen können. Unverkennbar legen hier die physiologischen Thatsachen für die Geruchsempfindungen die zweite, für

[1] Vgl. unten Cap. X, 2.

die Geschmacksempfindungen die dritte dieser Möglichkeiten als die wahrscheinlichste nahe. Dagegen erscheint die erste für beide Gebiete in hohem Grad unwahrscheinlich. Müsste man doch im Geruchsorgan eine geradezu unabsehbare Menge verschiedener Sinneszellen annehmen, um der Fülle der Geruchsqualitäten gerecht zu werden. Ist aber beim Geruch die Annahme verschiedener chemischer Reactionen einer und derselben Zelle die wahrscheinlichste, so lässt sich die nämliche Annahme offenbar auch in Bezug auf die Schmeckzellen nicht zurückweisen. Man wird darum hier bei der Voraussetzung, dass jede Zelle auf jeden Geschmacksreiz reagirt, dass aber in der Empfindlichkeit der Reaction gewisse Unterschiede gegenüber den einzelnen Schmeckstoffen existiren, als der einfachsten stehen bleiben, die den Thatsachen selbst keine willkürlichen Hypothesen hinzufügt. Ueberdies sind dies diejenigen Vorstellungen, die den bekannten Einwirkungen chemischer Substanzen auf organische Zelleninhalte am besten entsprechen. Denn danach ist durchaus nicht anzunehmen, dass eine organische Substanz von hoher Empfindlichkeit für chemische Einwirkungen schlechterdings nur auf eine derartige Einwirkung reagire, oder dass durch verschiedene Einwirkungen immer nur die gleichen chemischen Veränderungen derselben entstehen. Somit bleibt den Formen der Reizung bei beiden chemischen Sinnen dies eigenthümlich, dass es specifische, durch die Affinitätswirkungen bestimmter Sinneszellen vermittelte chemische Vorgänge sind, die als Sinnesreize wirken. Die physiologisch-chemischen Eigenschaften, die sich so in den Sinneszellen ausbilden, müssen aber in den einzelnen Elementen eines jeden dieser Sinnesgebiete theils als übereinstimmende, theils als wenig differenzirte angesehen werden, so dass in allen Fällen ein gegebenes Sinneselement je nach den chemischen Einwirkungen, von denen es getroffen wird, eine größere oder geringere Mannigfaltigkeit von Empfindungen vermitteln kann.

c. Tonische Organe und Gehörorgane.

Bietet schon das Geruchsorgan das Beispiel eines Sinnes dar, der von den niedersten zu den höheren Wirbelthieren aufsteigend im allgemeinen eine regressive Entwicklung zu zeigen scheint, so gilt das nämlich noch in höherem Maße von denjenigen Metamorphosen des allgemeinen Hautsinnesorgans, die oben als »tonische Sinnesorgane« bezeichnet worden sind. Hält man die hierher gehörigen mannigfachen Sinneswerkzeuge der Fische mit den Gebilden zusammen, die sich als Substrate eines solchen, an der Auffassung des statischen Gleichgewichts und der Körperbewegungen betheiligten Sinnes bei den Säugethieren und dem Menschen betrachten lassen, so besitzen diese Gebilde hier fast den

Charakter rudimentärer Organe. Freilich bieten sie zugleich insofern eine Stufe höherer Differenzirung, als sie sich einerseits vom Hautsinn, anderseits und besonders vom Gehörssinn schärfer geschieden haben, indem das einzige tonische Organ der höheren Thiere, der Vorhof mit den Bogengängen, eigentlich nur noch äußerlich und durch seine Entwicklung aus einer einzigen Keimanlage, sowie durch den Verlauf der Nerven in einem gemeinsamen Nervenstamm mit dem in der Schnecke gelagerten Gehörorgan zusammenhängt, während er functionell völlig von diesem geschieden zu sein scheint. Dagegen hat sich dieses tonische Organ, gegenüber seinen Vorläufern im niederen Wirbelthierreich und bei vielen Wirbellosen, räumlich auf ein engstes Gebiet, auf den kleinen, von den häutigen Säcken des Vorhofs und der Bogengänge erfüllten Raum im knöchernen Schädel zurückgezogen (Fig. 133, und oben Fig. 116, S. 385). Nichts desto weniger bewahren die Nervenendigungen in diesen Gebilden morphologisch wie physiologisch enge Beziehungen zum Hautsinnesorgan, wie sie ihrer individuellen und generellen Entwicklungsgeschichte entsprechen. Morphologisch darin, dass im Vorhof und in den häutigen Membranen des Bogenlabyrinths die Ausbreitung der Nervenfibrillen gewissen Formen der Tastnervenendigung am nächsten kommt. Zwischen indifferenten cylindrischen Epithelzellen, die man hier, ähnlich wie im Geruchs- und Geschmacksorgan als Stützzellen bezeichnet, finden sich nämlich als die eigentlichen Aufnahmeapparate der Reize andere cylindrische Zellen, die an ihrem freien Ende von einer Anzahl borstenförmiger Härchen besetzt sind, während ihre Basis von einem feinen, aus einer Achsenfaser hervorgegangenen Fibrillennetz umflochten ist, ohne dass jedoch wahrscheinlich die Fibrillen selbst in die Zellen eindringen (Fig. 134)[1]. Die Haarzelle in ihrem Verhältniss zum Nerven bietet so gewissermaßen

Fig. 133. Gehörlabyrinth mit den angrenzenden Theilen (schematisch). *A* äußerer Gehörgang (punktirt). *J* innerer Gehörgang (Weg des Hörnerven). B_1, B_2, B_3 Bogengänge. *S* Schnecke. *T* Trommelfell (punktirt). *E* Eustachische Röhre. *r* rundes, *o* ovales Fenster. *h* Hammer. *a* Ambos. *st* Steigbügel. h_1 kurzer Fortsatz des Hammers, Ansatzstelle des tensor tympani. h_2 langer Fortsatz (Griff) des Hammers, an das Trommelfell befestigt.

[1] Rüdinger, Das häutige Labyrinth, in Strickers Gewebelehre, 1871, S. 882. G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. 1884.

ein verfeinertes Ebenbild des Verhaltens der Haare in der äußeren Haut zu den Tastnerven (Fig. 123, S. 396). Unterstützt wird dabei die Einwirkung der Flüssigkeitsströmungen auf diese zarten Gebilde durch die in den Säckchen des Vorhofs befindlichen Otolithen, die von den niedersten Wirbellosen an als charakteristische Hülfsgebilde der tonischen Organe vorkommen (S. 375). Functionell aber bewahren diese Elemente die Spuren ihres Ursprungs aus dem Hautsinnesorgan vor allem darin, dass gerade da, wo nur noch dem Kopf, als dem für die Auffassung der Stellungen und Bewegungen des Körpers dominirenden Organ, solche Sinnesapparate beigegeben sind, in weitem Umfang, wie uns die Beobachtungen am Menschen lehren werden, das Hautsinnesorgan selbst mit seinen Anhangsgebilden in den Gelenken und Muskeln für jene ergänzend eintreten kann. Eine solche enge Wechselbeziehung der Functionen würde schwer denkbar sein, wenn nicht auch der qualitative Charakter der äußeren Druckempfindungen und der durch das tonische Organ vermittelten Empfindungen schließlich ein wesentlich übereinstimmender wäre, so dass dieses wohl in einem weiteren, aber doch analogen Sinne wie die inneren Tastorgane und Tastnerven in Gelenken, Sehnen und Muskeln, als eine besondere Provinz des allgemeinen Sinnes betrachtet werden kann[1].

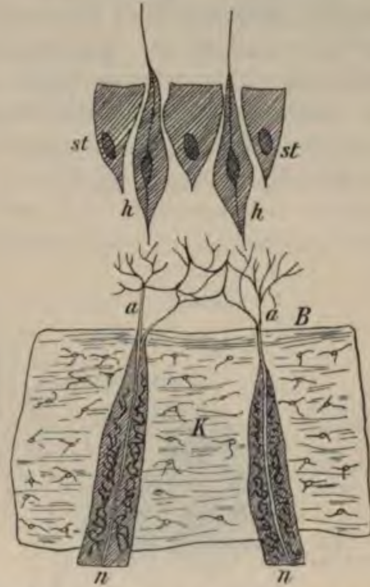


Fig. 134. Schema der Nervenendigung in den Ampullen, nach RÜDINGER. *K* Knorpel der Ampullenwand. *B* structurloser Basalsaum desselben. *n* Nervenfasern. *a* durch den Basalsaum tretende Achsencylinder und deren Endfibrillen. *h* Haarzellen. *st* Stützzellen.

Gegenüber den relativ einfachen und gleichförmigen Verhältnissen der Nervenendigungen im tonischen Organ bieten nun die in der Schnecke (Fig. 133 *S*) getroffenen Einrichtungen Complicationen, die so augenscheinlich der feiner abgestuften Aufnahme mannigfacher Reize bestimmt sind, dass sich schon in diesen rein anatomischen Eigenschaften die specifische Anpassung dieses Labyrinththeils an die Schallreize zu erkennen gibt, auch abgesehen von der oben geschilderten, der Ausbildung der

[1] Vgl. hierzu unten Cap. XIII.

Thiere für mannigfache Tongebungen und Tonempfindungen parallel gehenden Entwicklung dieses Organs (S. 385). Zwar stehen auch in der Schnecke, analog wie in den Tasthaaren verschiedener Art, die Nervenenden in enger Contactverbindung mit cylindrischen Epithelzellen, deren jede ein Büschel borstenförmiger Fortsätze trägt; und auch hier sind diese Zellen von gewöhnlichen Cylinderepithelzellen umgeben. Darin verräth sich durchaus der gemeinsame Ursprung der beiden im Labyrinth vereinigten Sinnesorgane. Charakteristisch für die Acusticusendigung ist aber nicht sowohl das Sinnesepithel selbst, als vielmehr der beigegebene Hülfsapparat. Jenes Sinnesepithel liegt nämlich in einem Raume, der von zwei zwischen den knöchernen Wänden der Schnecke ausgespannten Membranen, der rein bindegewebigen REISSNER'schen Membran und der unmittelbar die Nervenendigungen tragenden Grundmembran, Lamina basi-



Fig. 135. Durchschnitt durch die Schnecke mit aufwärts gekehrter Kuppel, 3mal vergr.

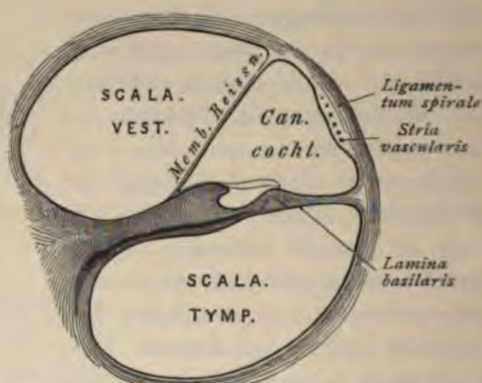


Fig. 136. Schematischer Durchschnitt durch eine Windung der Schnecke, 20mal vergr.

laris, umschlossen ist (Fig. 136). Beide Membranen gehen von einer spiralförmig um die Spindel der Schnecke herumlaufenden Knochenleiste (Lamina spiralis ossea) aus (Fig. 135). Der freie Rand dieser Leiste besitzt eine gezahnte Beschaffenheit und verleiht so der Verbindung der Grundmembran mit dem Knochen eine große Festigkeit. Die Grundmembran, die bei der natürlichen Lage der Schnecke die innere und, wenn man, wie in Fig. 135 und 136, die Kuppel (Hamulus) nach oben kehrt, die untere der beiden Membranen ist, und die REISSNER'sche Membran umschließen zusammen den häutigen Schneckencanal (Canalis cochl., Fig. 136), welcher den Windungen der knöchernen Schnecke folgt, und durch welchen diese letztere in zwei Abtheilungen, in einen äußeren bez. (bei nach oben gekehrter Kuppel) oberen Gang, die Vorhofstreppe (Scala vestib.), und

in einen inneren bez. unteren, die Paukentreppe (Scala tymp.), geschieden wird. Beide sind vollständig getrennt bis zur Schneckenspitze, wo sie durch eine Oeffnung mit einander communiciren. Die Vorhofstreppe mündet in den Vorhof; dem in ihr enthaltenen Labyrinthwasser theilen sich daher unmittelbar die Druckschwankungen mit, die in der Flüssigkeit des Vorhofs entstehen, wenn die Membran des Vorhofsfensters (*o* Fig. 133), welche mit dem Steigbügeltritt in Verbindung steht, durch die Gehörknöchelchen, denen das Trommelfell (*T*) seine Schwingungen mittheilt, in Bewegung geräth. Die Paukentreppe dagegen ist an ihrem äußeren Ende, dem runden Fenster (*r* Fig. 133), durch eine besondere Membran, das Nebentrommelfell, gegen die Paukenhöhle geschlossen. Wird nun von den Gehörknöchelchen aus das Labyrinthwasser des Vorhofs in Schwingungen versetzt, so übertragen sich daher diese auf die häutige Schnecke und durch die letztere auf das Labyrinthwasser der Paukentreppe, wie man sich nach POLITZER mittelst eines in das runde Fenster

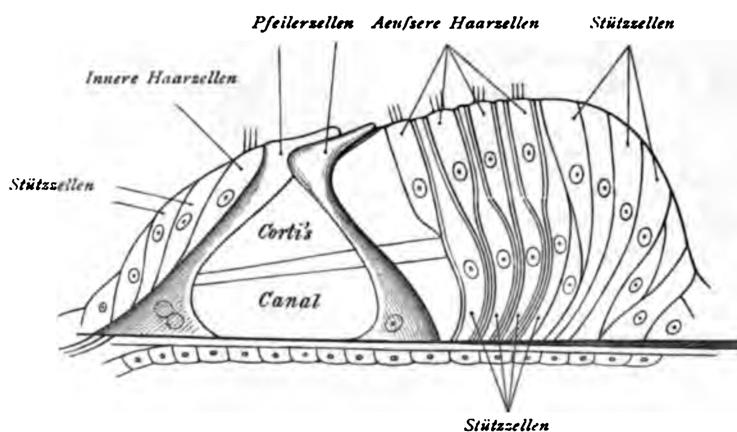


Fig. 137. CORTI'sches Organ, schematisch, nach G. RETZIUS.

eingesetzten Manometers überzeugen kann[1]. Auf diese Weise müssen also auch die im häutigen Schneckencanal gelagerten Gebilde durch mechanische Erschütterungen, mögen dieselben ihnen von den Gehörknöchelchen oder durch das runde Fenster von der Luft der Paukenhöhle aus zugeleitet werden, in Schwingungen gerathen.

Die Fasern des Hörnerven durchsetzen nun zunächst in dem porösen Knochen der Schneckenspindel von dem Meatus acust. int. aus (Fig. 135) die feinen Canälchen der Knochenspindel, um zwischen den Zähnchen

[1] POLITZER, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1861, Abth. 3, S. 427.

der Knochenleiste in die Grundmembran einzudringen. Auf dieser, zwischen der Vorhofs- und Grundmembran eingeschlossen, liegt dann jenes aus mehreren, zum Theil wesentlich umgestalteten Epithelformen zusammengesetzte Sinnesepithel der Schnecke, das man in seinem gesammten Zusammenhang nach seinem Entdecker das CORTI'sche Organ nennt. Es bildet auf der Grundmembran (Lam. basil., Fig. 136) einen deutlich sichtbaren Hügel, der samt der Einsenkung, auf der er liegt (dem Sulcus spiralis), von einem an der Innenwand der Spindel entspringenden bindegewebigen Membran (Membrana tectoria) zum Theil überdeckt wird. Die Hauptbestandtheile des CORTI'schen Organs selbst sind mehr oder minder modificirte Epithelformen (Fig. 137 und 138).

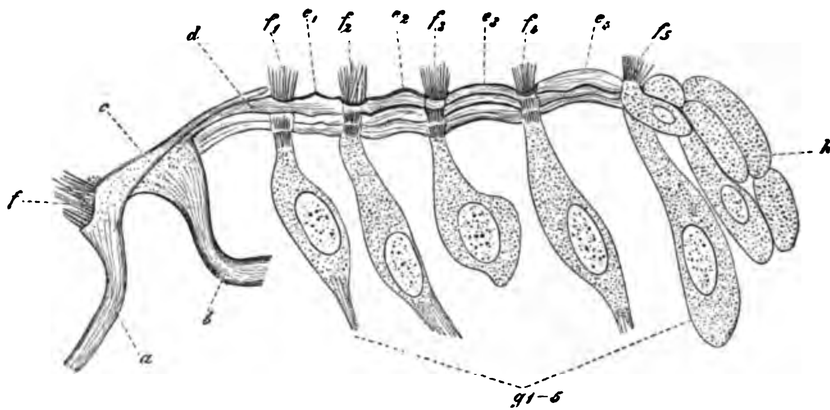


Fig. 138. Bestandtheile des CORTI'schen Organs vom neugeborenen Kinde, nach WALDEYER. *a* innerer, *b* äußerer Pfeiler eines CORTI'schen Bogens. *c* Kopfplatte des inneren, *d* Kopfplatte des äußeren Pfeilers. e_1—e_4 Verlängerungen der letzteren. *f* Haarbüschel einer inneren Haarzelle, letztere nicht erhalten. g_1—g_5 äußere Haarzellen. f_1—f_5 Haarbüschel derselben. *h* äußeres Epithel der Grundmembran.

Zunächst sind sowohl auf den innern an der Schneckenspindel befestigten wie auf den äußern mit der Circumferenz des Schneckencanals verwachsenen Theil der Grundmembran einige Reihen gewöhnlicher Epithelzellen, sogenannter Stützzellen, aufgelagert. Dann folgen, nahe der Mitte der Grundmembran, eigenthümliche Gebilde, die CORTI'schen Bogen oder die Pfeilerzellen, zwischen denen und der Grundmembran eine Wölbung frei bleibt, und die so einen die ganze Schnecke durchziehenden engen Canal, den CORTI'schen Canal, begrenzen. Man unterscheidet eine Reihe innerer (gegen die Schneckenspindel gekehrter) und eine Reihe äußerer CORTI'scher Bogen, die beide an ihren Köpfen sehr fest verbunden sind, indem die Zahl der inneren Pfeiler die der äußern bedeutend übertrifft, so dass einer der letzteren immer zwischen den Köpfen

mindestens zweier innerer Pfeiler eingekeilt ist. Auf diesen aus harter, knochenähnlicher Substanz bestehenden Pfeilerzellen ruhen nun die mit den Acusticusfasern zusammenhängenden Haarzellen. Man unterscheidet eine innere einfache Reihe solcher Zellen, welche den Verlängerungen der inneren Pfeiler, den sogenannten Kopfplatten derselben, aufsitzen, und mehrere äußere Reihen, die auf Verlängerungen der äußeren Pfeiler derart gelagert sind, dass jede der Zellreihen für sich mit diesen Verlängerungen in Verbindung steht (Fig. 138). Außerdem sind diese Zellreihen ziemlich fest durch eine das Epithel überziehende, netzförmig durchbrochene Membran, ein Ausscheidungsproduct des Epithels, mit einander verbunden (Lamina reticularis, d—e_4 Fig. 138). Jeder Bewegungsanstoß, der auf die Cilien der Zellen einwirkt, wird sich demnach zunächst durch die Verlängerungen der Corti'schen Pfeiler und durch diese auf die Grundmembran fortpflanzen, nebenbei aber auch durch die Lamina reticularis den übrigen Haarzellen mittheilen können. Uebrigens ist es bemerkenswerth, dass die äußeren Haarzellen nur in der Schnecke der Säugethiere zu finden sind: man zählt deren drei bei allen Säugethieren, beim Menschen sowie beim Affen meistens noch eine vierte Reihe, indem hier einzelne Elemente der dritten nach außen geschoben werden.

Unsere Vermuthungen über die physiologische Bedeutung der das Corti'sche Organ zusammensetzenden Theile müssen nun zunächst von einer psychologischen Thatsache ausgehen, die schon die unmittelbare Wahrnehmung erkennen lässt, und die sich uns bei der experimentellen Analyse der Gehörsempfindungen (Cap. X, 3) noch näher bestätigen wird. Dies ist die Thatsache, die man mit dem kurzen Ausdruck bezeichnen kann, dass der Gehörssinn ein analysirender Sinn sei. Wir vermögen unter günstigen Bedingungen unmittelbar in der Empfindung eine Klangmasse in ihre einzelnen Töne zu zerlegen. Hieraus lässt sich schließen, dass jeder dieser Bestandtheile ein besonderes Endorgan in unserm Ohr in Erregung versetzt, so dass wir eine zusammengesetzte Erregung bis zu einem gewissen Grad als eine Addition einfacher Erregungen empfinden. Ueber diese Erscheinung kann man natürlich in verschiedener Weise Rechenschaft zu geben suchen; und in der That stehen sich gegenwärtig noch über den Vorgang der Gehörsempfindung sehr abweichende Hypothesen gegenüber, auf deren Erörterung hier noch nicht eingegangen werden kann[1]. Es erscheint das aber auch insofern überflüssig, als alle diese Hypothesen nothwendig von einer physiologischen Voraussetzung ausgehen müssen, welche für die uns hier beschäftigende allgemeine Frage

[1] Vgl. über dieselben unten Cap. X, 3, und weiterhin Cap. XII.

nach dem Verhältniss der Schallreize zu den aus ihnen hervorgehenden, der Empfindung correspondirenden Nervenprocessen allein von entscheidender Bedeutung ist: dies ist die Voraussetzung, dass, wenn eine Mehrheit von Tönen in zureichender Sonderung und Stärke auf das Gehörorgan einwirkt, jeder dieser Töne einen besonderen, von dem andern geschiedenen Reizungsvorgang auslöst, dass also im Gehörorgan Einrichtungen getroffen sein müssen, die eine solche Scheidung verschiedener Reizqualitäten ermöglichen, oder, wie wir das nämliche ausdrücken können, dass auf Töne von verschiedener Höhe verschiedene Theile des Gehörapparates abgestimmt sind. Ohne nun vorläufig für irgend eine der Möglichkeiten zu entscheiden, in der dies ausgeführt sein kann, wird es für den vorliegenden Zweck genügen, die allgemeinen Folgerungen, die an eine Sonderung der Reize geknüpft sind, an derjenigen Hypothese zu erläutern, die jene Erscheinung der sogenannten Klanganalyse im unmittelbarsten Anschluss an allgemeine akustische Thatsachen einerseits und an die sinnenfälligen Structurverhältnisse des Gehörapparates anderseits zu interpretiren sucht. Irgend eine andere Hypothese könnte zwar vielleicht in Bezug auf die schallaufnehmenden und -übertragenden Theile zu ganz abweichenden Vorstellungen führen: der Forderung, dass für verschiedene Töne besondere Einrichtungen der Aufnahme und der Uebertragung der Reize an die Nerven existiren, müsste sie immer gerecht werden.

Die in solchem Sinne nächstliegende Gestaltung einer Hörhypothese, die in den abweichenden psychophysischen Grundvoraussetzungen, die sie zulässt, zugleich als maßgebend für alle andern möglichen Hypothesen betrachtet werden kann, ist nun die von HELMHOLTZ aufgestellte sogenannte »Resonanzhypothese«. Sie leitet zunächst jene analytische Fähigkeit des Gehörssinns aus der Mechanik des Mittönens ab[1]. Wenn wir bei aufgehobenem Dämpfer gegen den Resonanzboden eines Klaviers singen, so gerathen diejenigen Saiten in Mitschwingung, deren Töne in dem gesungenen Klang als Bestandtheile enthalten sind. Dächten wir uns also jede Saite empfindend, so würde das Klavier eine ähnliche Klanganalyse ausführen, wie sie in unserm Ohr stattfindet. Demnach nimmt man an, die den einzelnen Fasern des Hörnerven anhängenden Endgebilde seien in der Weise verschieden abgestimmt, dass jeder einfache Ton immer nur bestimmte Nervenfasern in Erregung versetzte. HELMHOLTZ hatte zunächst in den CORTI'schen Bogen solche abgestimmte Endapparate vermuthet[2].

[1] HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen[3], S. 219 ff.

[2] HELMHOLTZ in den zwei ersten Ausgaben seiner Lehre von den Tonempfindungen. In der dritten (S. 229) hat er sich der HENSEN'schen Hypothese angeschlossen, dass die Grundmembran je nach der verschiedenen Breite ihrer Abschnitte auf verschiedene Töne abgestimmt sei.

Nachdem nachgewiesen war, dass dieselben nicht direct mit Nervenfasern zusammenhängen, und dass sie in der Schnecke der Vögel und Amphibien fehlen[1], ließ sich diese Ansicht nicht mehr aufrecht erhalten. Von den Haarzellen, den wirklichen Endgebilden der Nervenfasern, kann man aber wegen ihrer außerordentlich geringen Masse nicht wohl annehmen, dass sie nur durch bestimmte Töne erregbar seien. Vielmehr werden die Cilien, sobald das Labyrinthwasser durch Schallschwingungen in Bewegung geräth, dieser Bewegung folgen: es werden daher, wenn ein einfacher Ton in das Ohr dringt, alle Cilien mitschwingen, und eine zusammengesetzte Klangmasse wird sie ebenfalls in Schwingungen versetzen. Die Haarzellen als solche mögen daher vielleicht eine diffuse Geräuschempfindung vermitteln. Eine Analyse der Klänge kann aber nicht durch sie selbst, sondern nur durch die in ihrer Umgebung befindlichen Theile zu stande kommen. Hier liegt es nun am nächsten an die Grundmembran zu denken, die, worauf HENSEN[2] zuerst hinwies, an ihren verschiedenen Stellen eine hinreichend abweichende Breite besitzt, um eine Abstimmung für alle dem menschlichen Ohr zugänglichen Tonhöhen möglich zu machen. Es nimmt nämlich von der Basis gegen die Spitze der Schnecke die Grundmembran in ihrem Querdurchmesser stetig zu, so dass sie am oberen Ende etwa 12 mal so breit ist als am unteren Anfang des Schneckencanals. Die einzelnen Theile derselben müssen sich demnach, da die Spannung der Membran in ihrer Länge erheblich kleiner als die quere Spannung zu sein scheint, wie Saiten von verschiedener Länge verhalten, indem die breiteren Theile auf tiefere, die schmäleren auf höhere Töne abgestimmt sind. Möglicher Weise könnten dann die CORTI'schen Bogen zur Dämpfung der Schwingungen bestimmt sein, wozu sie bei ihrer bedeutenden Festigkeit wohl geeignet scheinen[3]. Den Mechanismus der Acusticusreizung würden wir uns demnach folgendermaßen zu denken haben. Zunächst werden durch die dem Labyrinthwasser mitgetheilten Schallbewegungen die Cilien der Haarzellen in Schwingungen versetzt, die im allgemeinen zusammengesetzter Natur sind. Der auf einen gewissen Ton abgestimmte Theil der Grundmembran geräth aber theils von den Hörhaaren, theils, namentlich bei stärkeren Tönen, direct vom Labyrinthwasser aus nur dann in merkliche

[1] HASSE, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 17, S. 56, 461. Bd. 18, S. 72, 359.

[2] Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 13, 1863, S. 481.

[3] WALDEYER, Hörnerv und Schnecke, STRICKERS Gewebelehre, S. 952. Eine andere Vermuthung hat HELMHOLTZ aufgestellt. Er glaubt, dass die CORTI'schen Bogen, als relativ feste Gebilde, dazu bestimmt seien, die Schwingungen der Grundmembran auf eng abgegrenzte Bezirke des Nervenwulstes zu übertragen. (Tonempfindungen[3], S. 229.) Weitere Muthmaßungen über die Beziehungen der Endgebilde zu den Nervenfasern vgl. bei BÖTTCHER, Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 25, 1887, S. 1 ff.

Mitschwingungen, wenn der Eigenton des Membranabschnitts ein Bestandtheil des gehörten Klanges ist. Durch die stark schwingenden Theile der Grundmembran werden dann entweder unmittelbar oder mittelst der an ihnen befestigten Stiele der CORTI'schen Bogen die darunterliegenden Acusticusfasern so gereizt, dass sie in der Zeiteinheit eine der Schwingungszahl des Tones entsprechende Anzahl von Stößen empfangen.

Innerhalb dieser allgemeinen Voraussetzungen der HELMHOLTZ'schen Resonanzhypothese und, wie man leicht erkennt, auch jeder andern Hypothese, die über die gesonderte Empfindung der Töne Rechenschaft geben will, sind nun aber offenbar wieder zwei wesentlich verschiedene Vorstellungsweisen hinsichtlich des Verhältnisses der äußeren Schallreize zu den in den Acusticusfasern fortgeleiteten Erregungsvorgängen möglich. Zur näheren Verdeutlichung dieser beiden Vorstellungsweisen können wir uns irgend einen Theil der Grundmembran mit den zu ihm gehörigen Nervenfibrillen in der in Fig. 139 schematisch vereinfachten Weise versinnlichen. Wir abstrahiren dabei von den Haarzellen, indem wir uns direct die Tonschwingungen auf die Grundmembran einwirkend, und von dieser den Reiz auf die zugehörigen Nervenzellen f_1, f_2, f_3 .... weitergeleitet denken. Die von ihrem schmalen bis zu ihrem breitesten Ende stetig sich verändernde Grundmembran ist einem System von feinen Saiten äquivalent, deren längste, wie wir annehmen, dem tiefsten, und deren kürzeste dem höchsten hörbaren Ton entspricht. Jeder Ton bringt die auf ihn abgestimmte Saite in stärkste Mitschwingungen, während die dieser nahe benachbarten nur sehr schwach, entferntere gar nicht mehr mitschwingen. Sind auf diese Weise die Vorstellungen über die Wirkung des Schalls auf den Resonanzapparat durchaus eindeutiger Art, durch die akustischen Gesetze des Mitschwingens festgelegt, so sind nun aber diejenigen über das Verhältniss der Resonanzschwingungen zu dem Vorgang der Nervenerregung, da wir von physiologischer Seite über den letzteren so gut wie nichts wissen, nicht eindeutiger, sondern mehrdeutiger Art. Erstens kann man nämlich annehmen, die Nervenfibrillen f_1, f_2, f_3 .... selbst besäßen wesentliche

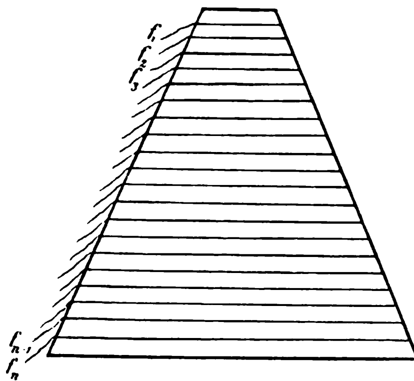


Fig. 139. Schema eines Theiles des Resonanzapparats der Schnecke nach der HELMHOLTZ-HENSEN'schen Hypothese, in vergrößertem Maßstabe.

qualitative Verschiedenheiten, vermöge deren jeder an und für sich die specifische Höhenqualität desjenigen Tones zukomme, auf den der zugegehörige Theil des Resonanzapparates abgestimmt ist. Die Schwingungen der mit irgend einer Faser f zusammenhängenden Saite des Resonanzapparats würden dann eigentlich nur die äußere Gelegenheitsursache für die Entstehung der entsprechenden Tonempfindung, die specifische Qualität der letzteren aber lediglich an die Faser f selbst gebunden sein, die, durch welche Ursachen sie auch erregt würde, immer die gleiche Empfindung vermitteln müsste. Dächten wir uns, es wäre möglich, plötzlich alle Acusticusfibrillen von f_1 bis f_n umzulagern, so dass die jetzt oben liegenden die tiefste und die unten liegenden die höchste Lage annähmen, so würden von nun an die langsamsten Schwingungen Tonempfindungen erzeugen, die wir hohe, und die schnellsten solche, die wir tiefe Töne nennen. Zweitens kann man sich aber auch vorstellen, jede akustische Nervenfaser sei im allgemeinen für Schallreize jeder Art empfänglich, und die in ihr erzeugten Nervenprocesse seien nicht von constanter Qualität, sondern sie modificirten sich nach den Reizen, insbesondere also nach der Zahl der einwirkenden Schwingungen. Dann würde eine Faser f_1 nicht deshalb einen hohen Ton vermitteln, weil diese Qualität ihr ursprünglich und unabänderlich zukommt, sondern weil sie mit einem Theil des Resonanzapparates verbunden ist, der nur schnelle Schwingungen auf sie überträgt. Denken wir uns jetzt wiederum, wie oben, eine Umlagerung der Fasern, so würde die vorhin sich ergebende Umkehrung der Empfindungen nicht eintreten, sondern wir würden fortan tiefe Töne tief und hohe Töne hoch hören; aber es würden andere Acusticusfasern sein, die jedesmal diese Empfindungen im Sensorium anregten. Neben diesen beiden extremen Möglichkeiten ist schließlich noch eine dritte, die in gewissem Sinne eine mittlere Stellung einnimmt, denkbar. Es könnte sein, dass ursprünglich jede Acusticusfaser jedem möglichen Schallreiz zugänglich war, und dass sie diese Anpassungsmöglichkeit an verschiedene Tonschwingungen wohl auch bis zu einem gewissen Grade bewahrt hat, dass aber doch die fortwährende Einwirkung von Schwingungen einer gewissen Dauer, wie sie die Entwicklung eines Resonanzapparates mit sich bringt, kleine Umänderungen in der Molecularstructur bewirkte, vermöge deren jede Faser nun am leichtesten auf diejenigen Schwingungen reagirt, die ihr wirklich vom Resonanzapparat aus zugeführt werden. Diese dritte Annahme ist, wie man leicht sieht, nicht eigentlich eine mittlere zwischen den beiden vorigen, sondern sie ist vielmehr eine Modification der zweiten, da auch sie den ursprünglichen Grund der Empfindungsunterschiede nicht in die Nerven selbst, sondern in die äußeren Töne und Tonapparate verlegt, und da nach ihr nur die nämliche

Anpassung an die äußeren Bedingungen, die sich an der Differenzirung des Resonanzapparates bemerklich macht, auch für die nervösen Elemente statuirt wird. In der That ist wohl zu erwarten, dass es an einer solchen analogen Anpassung der Nervenprocesse nicht fehlen wird. Aber in Anbetracht des Umstandes, dass die Mannigfaltigkeit der Schallempfindungen schon zureichend durch die Anpassung der Uebertragungsapparate gewährleistet wird, würde doch wahrscheinlich die Anpassung der Nervensubstanz selbst immer noch eine Variation der Function zwischen gewissen Grenzen zulassen. Denkt man sich nun unter der Voraussetzung dieser dritten Hypothese die oben fingirte Umlagerung der Nervenfibrillen vollzogen, so könnte der Erfolg möglicher Weise ein doppelter sein: entweder würde überhaupt keine Empfindung mehr zu stande kommen, oder es würden vielleicht noch diffuse Geräuschempfindungen, aber keine musikalischen Tonempfindungen mehr bestehen.

HELMHOLTZ hat bei der näheren Ausführung seiner Resonanzhypothese die erste dieser drei als möglich hinzustellenden Voraussetzungen bevorzugt, und im allgemeinen wird jene Hypothese noch gegenwärtig in dieser Form festgehalten. Danach soll die Tonqualität eine specifische Eigenschaft der Nervenfasern oder vielleicht auch der centralen Endigungen derselben sein, und dem Resonanzapparat nur die Bedeutung einer den adäquaten Reiz auslösenden Vorrichtung zukommen. Man wird nicht sagen können, dass diese Vorstellungsweise irgend eine Wahrscheinlichkeit für sich habe. Wohl aber steht sie im schärfsten Widerspruch sowohl mit den Thatsachen der Sinnesentwicklung wie mit den bekannten Eigenschaften der Nervensubstanz, abgesehen davon, dass sie den Zweck der Resonanzhypothese, den Zusammenhang zwischen Reiz und Empfindung einigermaßen dem Verständnisse näher zu bringen, zum Theil wieder in Frage stellt, indem sie lediglich auf eine qualitas occulta der einzelnen Acusticusfasern hinauskommt. Offenbar ist daher vielmehr die zweite Hypothese, mit den ihr nach dem Anpassungsprincip zu gebenden, in die dritte herüberreichenden Modificationen, die wahrscheinlichere. Ueberdies wird dadurch die Entwicklung des Gehörorgans aus dem Hautsinnesorgan und seine vermuthlich noch in eine spätere Zeit fallende Differenzirung gegenüber dem Organ des tonischen Sinnes eigentlich allein verständlich. So unbegreiflich es ferner sein würde, eine Anpassung des Resonanzapparates an die Qualitäten der einzelnen Nervenfasern anzunehmen, wie man es vom Standpunkt der ersten Hypothese aus thun müsste, so begreiflich und mit den sonstigen physiologischen Erfahrungen übereinstimmend erscheint es, wenn wir umgekehrt voraussetzen, dass sich dem Resonanzapparat allmählich in einem gewissen Umfang die Reizempfänglichkeit der Acusticusfasern angepasst habe.

Hiernach dürfen wir annehmen, dass jene Eigenschaft eines mechanischen Sinnes in der früher (S. 376) festgestellten Bedeutung dieses Wortes, deren nächstes Symptom in der außerordentlich geringen Nachdauer besteht, die ein momentaner Reiz in der Empfindung zurücklässt, in diesem Fall eben darauf zurückzuführen sei, dass, analog wie die Druckerregungen in der Haut, so auch die Schallschwingungen im Gehör nicht, wie bei Geruch und Geschmack, die Nervenerregung indirect, durch die chemischen Umsetzungen, die sie in irgend welchen Sinneszellen bewirken, sondern direct, durch die zuerst auf die Grundmembran und dann von dieser auf die Hörnervenfasern selbst mitgetheilten Erschütterungen auslösen; daher denn auch die Empfindung in ihrer Dauer wahrscheinlich noch mehr als bei dem Drucksinn der Dauer des äußeren Reizes entspricht. Die Hörzellen würden dabei als mechanische Hülfsvorrichtungen, wozu sie durch ihren Wimpersaum unmittelbar angelegt scheinen, nicht als eigentliche Sinneszellen anzusehen sein. In Anbetracht des Umstandes, dass sich die Acusticusfasern durch die ganze Grundmembran hindurch bis zu den äußeren Hörzellen erstrecken, liegt überdies die Annahme nahe, dass die Hörzellen selbst vermöge der Beweglichkeit ihrer Cilien durch Schallbewegungen jeder Art in Schwingungen versetzt werden können. Diese Schwingungen werden sich dann aber auf einem doppelten Wege zu den Nervenfibrillen fortpflanzen können: erstens direct, wodurch diffuse Erregungen entstehen, die möglicher Weise Geräuschempfindungen entsprechen; und zweitens indirect, durch die Uebertragung auf die Grundmembran, deren einzelne Theile nun durch diejenigen einfachen Schwingungen der Schallmasse, auf die sie abgestimmt sind, in Mitschwingungen gerathen. Endlich wird aber, wenn sich in der dem inneren Ohr mitgetheilten Klangmasse einzelne besonders ausgeprägte Töne befinden, der Resonanzapparat direct von solchen Partialschwingungen aus in seinen entsprechenden Theilen in Mitschwingungen versetzt werden können.

Diese Eigenschaften eines mechanischen Sinnesorgans verleihen nun zugleich der dauernden Verbindung, die das Gehörorgan bis zum Menschen herauf mit dem tonischen Sinnesapparat bewahrt, auch nach der Wirkungsweise der Sinnesreize eine tiefere Beziehung. Ist der tonische Apparat seiner functionellen Bedeutung, seiner Genese und seinen morphologischen Eigenschaften nach ein inneres Tastorgan, angepasst einer Gattung besonders feiner Tastreize, die durch die Stellungen und Bewegungen des Kopfes in einer in dem Organ eingeschlossenen Flüssigkeit ausgelöst werden, so erscheint das Gehörorgan wiederum als eine höhere Differenzirung dieses tonischen Sinnesorgans, indem bei ihm die Nervenendigungen derart gelagert und mit Hülfseinrichtungen verbunden sind,

dass die das Organ treffenden Schallschwingungen als oscillatorische mechanische Erregungen auf die Nerven übertragen werden.

Die allgemeinen Beziehungen von Structur und Function konnten beim Gehörorgan nicht wohl erörtert werden, ohne hier schon einiger Thatsachen und Hypothesen zu gedenken, die erst unten, bei der speciellen Lehre von den Schallempfindungen (Cap. X) näher besprochen werden sollen. Wenn nun hierbei die HELMHOLTZ'sche Resonanzhypothese zunächst bloß als ein veranschaulichendes Beispiel für diejenigen Voraussetzungen gewählt wurde, denen schließlich jede Theorie genügen muss, so ist dies allerdings auch deshalb geschehen, weil diese Hypothese zugleich diejenige sein dürfte, die, mit einer später zu erörternden Ergänzung, jenen Voraussetzungen auf die einfachste Weise entspricht. Freilich muss sie dann aber, wie dies oben geschehen ist, von der an und für sich ihr ganz äußerlich angehefteten Vorstellung losgelöst werden, dass es nicht die Schwingungen des Resonanzapparates, sondern unbekannte Qualitäten der einzelnen, specifisch verschiedenen Nervenfibrillen oder ihrer Endigungen im Gehirn seien, auf denen in letzter Instanz die Tonempfindungen beruhten. Die Resonanzhypothese als solche hat mit diesem dogmatischen Beiwerk an und für sich gar nichts zu thun, ja sie verliert durch dasselbe einen Theil ihres erklärenden Werthes. Einen wichtigen directen Beleg für die ihr gegebene mechanische Deutung scheinen überdies R. EWALDS Versuche an labyrinthlosen Tauben zu bieten, bei denen noch längere Zeit nach der totalen Labyrinthzerstörung Symptome von Gehörsempfindungen beobachtet wurden[1]. Als man an einem solchen Thier unter sorgfältiger Einhaltung aller gegen die Verwechselung mit Tastreizen schützenden Cautelen Versuche ausführte, also die Tonquellen in einem anstoßenden Raum aus mehreren Meter Entfernung einwirken ließ und von da aus zugleich durch ein Fernrohr das Thier beobachtete, reagirte dieses deutlich schon auf Klänge von mäßiger Stärke. Am auffallendsten geschah dies morgens früh, wo es durch verhältnissmäßig schwache Töne aus dem Schlaf geweckt werden konnte, dabei den Kopf emporreckte und nach der entfernten Schallquelle hinblickte, während viel stärkere geräuschlose Luftbewegungen, die in dichter Nähe des Thieres erzeugt wurden, gar keinen Effect hatten. Ein wesentlicher Unterschied von einer normalen, nicht operirten Taube bestand nur darin, dass das labyrinthlose Thier Töne von mehr als 440 Schwingungen absolut nicht mehr hörte. Diese Versuche sind nun freilich von verschiedenen Seiten mit negativem Erfolg wiederholt worden. Es waren dabei jedoch meist die Bedingungen zugleich in so erheblicher Weise abgeändert und manchmal sogar darauf angelegt, etwaige Reactionen zu unterdrücken, dass diesem negativen Ergebniss noch kein entscheidender Werth zugeschrieben werden kann. Wenn man z. B. eine Taube mit einem Kautschukpanzer überzog oder in ein Oelbad setzte oder auch eine Pistole in ihrer Nähe abfeuerte, so sind das alles Einwirkungen, die bei furchtsamen Thieren, wie Tauben, Kaninchen u. s. w., die Symptome der von W. PREYER sogenannten »Kataplexie« zu erzeugen pflegen, d. h. einen kürzer oder länger dauernden Zustand katalepti-

[1] EWALD, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. 1892, S. 24. WUNDT, Akustische Versuche an einer labyrinthlosen Taube. Philos. Stud. Bd. 9, 1894. S. 496.

scher Starre, der die Thiere für Sinneseindrücke unempfindlich macht. Eine weitere Bedingung für die Verschiedenheit des Erfolgs kann ferner in der Ausführung der Operation liegen. Im einen Fall kann nämlich trotz vollkommener Exstirpation des Labyrinths der Hörnerv erhalten geblieben, in einem andern kann er bis nahe zu seinem Austritt aus der Medulla obl. zerstört sein. Natürlich wird man aber nur im ersten dieser Fälle Reizsymptome erwarten dürfen. Eine sichere Entscheidung der Frage wird hiernach erst auf Grund erneuter, alle diese Bedingungen sorgfältig beachtender Versuche möglich sein[1].

d. Sehorgane.

Wesentlich anders als die Endapparate des tonischen Sinnes und des Gehörssinnes verhalten sich die Nervenendigungen im Auge. Sie bieten dagegen die nächsten Beziehungen zu den Verhältnissen der beiden niederen chemischen Sinne, vor allem des Geruchssinns, mit dem der Gesichtssinn auch darin übereinstimmt, dass das Sehorgan die Bedeutung eines in die Peripherie des Körpers vorgeschobenen Gebietes der Hirnrinde besitzt. Nur die letzten Endgebilde, die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, sind in diesem Fall selbst ursprünglich nicht nervöser Natur, sondern metamorphosirte Epithelialzellen, die also mehr den Sinneszellen des Geschmacks- als denen des Geruchsorgans zu entsprechen scheinen. Zugleich ist aber sowohl die Formbeschaffenheit dieser Zellen wie die Art ihres Zusammenhangs mit den Opticusfasern eine eigenartige. Die Fig. 140 zeigt diesen Zusammenhang zunächst an einem ohne färbende Mittel hergestellten Durchschnitt. Die Opticusfasern, die schon im Opticusstamm der SCHWANN'schen Primitivscheiden entbehren, breiten sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven an strahlenförmig über die ganze Innenfläche der Netzhaut aus (*2*). Aller Orten biegen sie dann nach außen um und treten in große Ganglienzellen, die, abgesehen von der sehr schmalen structurlosen inneren Grenzmembran (*1*), von innen nach außen gezählt die zweite Hauptschicht der Netzhaut ausmachen (*3*). Die Ganglienzellen entsenden weiterhin nach außen sich theilende Fortsätze, die in eine dritte ziemlich breite Schicht, die innere granulirte oder plexiforme Schicht,

[1] MATTE (und BERNSTEIN), PFLÜGERS Archiv, Bd. 57, 1894, S. 437 ff. STREHL, ebend. Bd. 61, 1895, S. 205. Dazu EWALD, ebend. Bd. 57, 1894, S. 80. WUNDT, ebend. S. 120. Ueber den Zustand der »Kataplexie« vgl. Abschn. V (Hypnose bei Thieren). — Ich kann nicht unterlassen, dem obigen objectiv gehaltenen Bericht hier noch die Bemerkung beizufügen, dass ich bei den im Leipziger psychologischen Laboratorium ausgeführten Versuchen an einer von EWALD operirten labyrinthlosen Taube die Einwirkung von Tastreizen auf die Haut nach den näheren Versuchsbedingungen für äußerst unwahrscheinlich halte. (Vgl. hinsichtlich der näheren Versuchscautelen Philos. Stud. Bd. 9, 1894, S. 497 f.) Auch ist bemerkenswerth, dass nach EWALDs Beobachtung im Laufe der Zeit, also muthmaßlich mit fortschreitender Atrophie des Acusticus, die Reactionen auf Töne allmählich schwinden, während die gewöhnlichen Reactionen auf Hautreize unvermindert fortbestehen.

Auf sie folgt die sogenannte innere Körnerschicht (*5*), hierauf die schmälere äußere granulirte oder plexiforme Schicht (*6*); nach außen von ihr schließt die äußere Körnerschicht an (*7*), die bis dicht an die Schicht des Sinnesepithels heranreicht, von ihm durch die äußere Grenzmembran (*8*) geschieden. Das Sinnesepithel selbst oder die Schicht der Stäbchen und Zapfen (*9*) wird endlich von der Pigmentschicht (*10*) bedeckt, die zugleich die Retina von der Aderhaut scheidet.

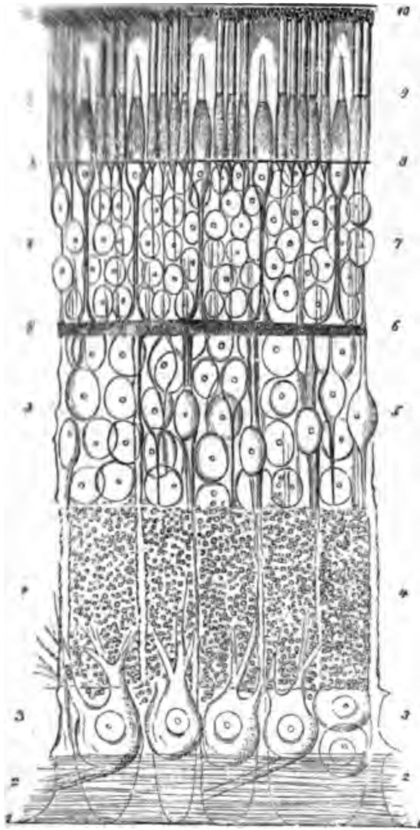


Fig. 140. Uebersicht der Schichten in der Netzhaut des Menschen, 400mal vergr., nach M. SCHULTZE. (Die von RAMON Y CAJAL gebrauchten Bezeichnungen sind in Klammern beigefügt.) *1* structurlose innere Grenzmembran, Membrana limitans interna. *2* Opticusfaserschicht. *3* Ganglienzellenschicht. *4* innere granulirte oder reticuläre (plexiforme) Schicht. *5* innere Körnerschicht (Schicht der bipolaren Zellen). *6* äußere granulirte oder reticuläre (plexiforme) Schicht. *7* äußere Körnerschicht (Schicht der horizontalen Zellen). *8* äußere Grenzmembran, die von den Stäbchen und Zapfen siebförmig durchbrochen ist, Membrana limitans externa. *9* Stäbchen- und Zapfenschicht. *10* Pigmentschicht.

Aus solchen, die Elemente möglichst in unveränderter Beschaffenheit darbietenden Durchschnitten lassen sich nun aber in Anbetracht der großen Complication der Structur weder alle Bestandtheile deutlich sondern, noch in ihren Beziehungen zu einander verfolgen. Erst durch die Färbemethoden, welche die einzelnen, namentlich die nervösen Elemente zu isoliren gestatten, ist es daher möglich gewesen, ein klareres Structurbild zu gewinnen, das namentlich über die Art des Zusammenhangs der Opticusfasern mit den Zellen des Sinnesepithels Rechenschaft gibt. Die Fig. 141 zeigt dieses Structurbild, wie es sich vor allem nach den Untersuchungen von RAMON Y CAJAL darstellt. Demnach tragen zunächst die sogenannten granulirten und Körnerschichten diese Namen mit Unrecht: jene enthalten nämlich nicht Körner, sondern ein dichtes Geflecht nervöser Fibrillen, die nur auf Durchschnitten den Anschein von Körnern annehmen.

RAMON unterscheidet sie daher als äußere und innere plexiforme Schicht (*IV* und *VIII* Fig. 141). Die sogenannten Körnerschichten aber enthalten nur in ihren äußersten Theilen kornähnliche Gebilde, die Körner der Sehzellen (*III*), in ihren inneren Theilen dagegen verschiedene Formen

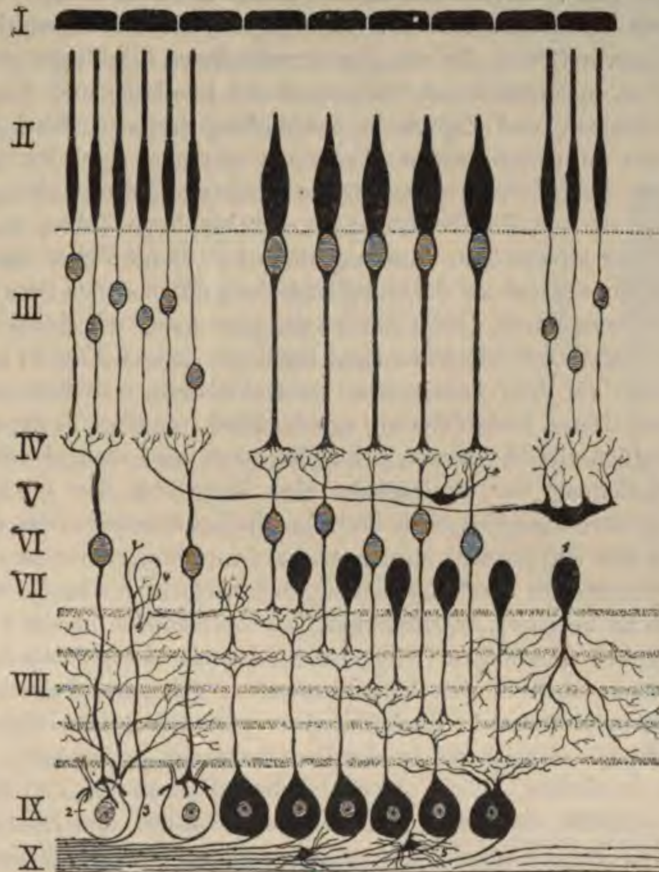


Fig. 141. Schema der Nervenendigungen und der Nervenzellen in der Retina, nach RAMON Y CAJAL und R. GREEFF. *I* Pigmentepithelschicht. *II* Stäbchen- und Zapfenschicht (Sehzellen). *III* Körner der Sehzellen. *IV* äußere plexiforme Schicht. *V* Schicht der horizontalen Zellen. *VI* Schicht der bipolaren Zellen. *VII* Schicht der unipolaren (amakrinen) Zellen. *VIII* innere plexiforme Schicht. *IX* Ganglienzellenschicht. *X* Nervenfaserschicht. *1* unipolare Zelle. *2* Ganglienzelle. *3* muthmaßliche centrifugale Nervenfaser. *4* muthmaßliche unipolare Associationszelle. *5* Bindegewebszellen der Neuroglia.

von Nervenzellen mit ihren Ausläufern; und zwar folgen von außen nach innen auf einander: eine Schicht horizontaler Zellen (*V*), die an Ausdehnung bedeutendste Schicht bipolarer Zellen (*VI*), nach innen von ihnen und theilweise zwischen sie hineinreichend unipolare Zellen mit kurzen

nach innen gekehrten und stark sich verästelnden Fortsätzen, von RAMON »amakrine«, d. h. Zellen mit nicht langen Ausläufern, genannt (*VII*), und hierauf schließlich, nachdem die Fibrillen die innere plexiforme Schicht (*VIII*) durchsetzt haben, die großen multipolaren Zellen der Ganglienzellenschicht (*IX*). Die Neuriten der letzteren gehen nach innen in Opticusfasern über, während die nach außen gerichteten Dendriten sich in feine Fasern auflösen, die mit den verschiedenen Fibrillenfortsätzen der andern Zellen, namentlich mit denjenigen der bipolaren und durch diese mit den Stäbchen und Zapfen in Verbindung treten. Dabei sind die Leitungswege zu diesen beiden Elementen etwas verschieden gestaltet. Die Stäbchen gehen nämlich nach innen in feinste Fäden mit knopfartigen Enden über, die mit Fibrillenausläufern der bipolaren Zellen in Contact stehen; auf der andern Seite kommen dann aus diesen Zellen Fasern hervor, die sich unmittelbar auf der Oberfläche der großen Zellen der Ganglienzellenschicht zersplittern. Jeder Zapfen dagegen endigt mit einem breiteren Fuß, der ebenfalls mit Dendriten einer bipolaren Zelle in Contact tritt; und diese hat dann auf ihrer andern Seite einen kürzeren, sich bald zerfasernden Fortsatz, dessen Endsplitterung mit der ähnlichen eines Fortsatzes einer großen Ganglienzelle in Contact steht. Hiernach wird man als die centripetale Hauptleitung der Opticusbahn den Weg von den Opticusfasern durch die großen Ganglienzellen und die bipolaren Zellen nach den Sehzellen (Stäbchen und Zapfen) anzusehen haben. Daneben treten nun aber einzelne Opticusfasern durch die Ganglienzellenschicht hindurch, um, ohne diese Zellen zu berühren, in der Schicht der horizontalen und der äußeren bipolaren Zellen zu endigen (*3* Fig. 141). Da sie allem Anscheine nach Neuriten höher oben in den Mittelhirncentren gelegener Zellen sind, so vermuthet man in ihnen die Endigung einer centrifugalen Bahn (s. oben S. 184, Fig. 78). Unsicherer ist die Bedeutung der horizontalen und der unipolaren (amakrinen) Zellen. Doch machen die ersteren, und theilweise auch die letzteren nach dem Verlauf ihrer Fortsätze den Eindruck von Querleitungen. Es scheint also wohl möglich, dass sie theils die benachbarten nervösen Elemente einer und derselben Retina (so besonders die Horizontalzellen), theils aber auch durch Vermittelung der Mittelhirncentren die Retinen beider Augen mit einander verbinden (so vielleicht manche der unipolaren Zellen)[1]. Der letzteren Verbindung würden dann wohl auch die centrifugalen Fasern, als der von der anderen Retina herkommende Antheil dieser Bahn, dienen[2].

[1] Hierfür ließe sich vielleicht auch eine gewisse Formähnlichkeit dieser horizontalen und »amakrinen« Zellen mit den Schalt- und den Sternzellen der Großhirnrinde (Fig. 95, 96, S. 220 f.) anführen.

[2] M. SCHULTZE, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 2, 1866, S. 165, 175. Bd. 3, S. 215, 404. Bd. 5, S. 1, 329. Bd. 7, S. 244. DOGIEL, ebend. Bd. 38, S. 317 ff. RAMON Y

Physiologische Thatsachen zeigen, dass nur die Stäbchen und Zapfen, nicht aber die Opticusfasern oder Ganglienzellen der Retina durch Licht reizbar sind. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, wo jene fehlen, ist unerregbar für Lichtreize. Sie bildet den blinden oder MARIOTTE'schen Fleck[1]. Ferner können wir bei geeigneter, namentlich schräger Beleuchtung des Auges den Schatten unserer eigenen Netzhautgefäße als nach außen versetzte Gefäßfigur wahrnehmen, was beweist, dass die durch Licht reizbaren Theile in den tieferen Schichten der Retina liegen[2]. Hier erhebt sich nun aber die Frage, ob etwa die verschiedenen Theile des Nervenepithels bei der Umwandlung der Lichtreizung in die Nervenerregung eine wesentlich abweichende Function haben. Die Elemente dieses Epithels, die Stäbchen und Zapfen, sind analog zusammengesetzt: beide bestehen aus einem Innen- und einem Außengliede, die durch eine Querlinie von einander getrennt sind. Doch sind Innen- und Außenglied der Stäbchen mehr cylindrisch geformt, während das viel breitere Innenglied der Zapfen eine spindelförmige, das kurze und schmale Außenglied eine kegelförmige Gestalt hat (Fig. 142). Die das Licht stärker brechenden Außenglieder beider Elemente zeigen ferner zuweilen schon im frischen, immer aber im macerirten Zustande eine deutliche Querstreifung, so dass jedes aus einer Reihe sehr dünner Plättchen zusammengesetzt scheint. Die Innenglieder dagegen zerfallen in einen äußeren, längsgestreiften und in

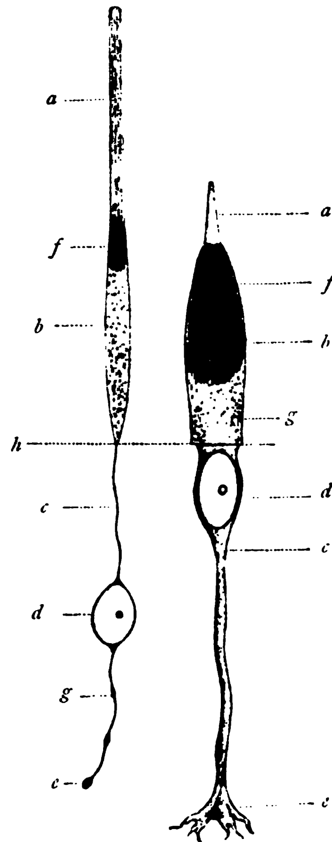


Fig. 142. Stäbchen und Zapfen vom Menschen, außerhalb der Macula lutea, nach R. GREEFF, 1000mal vergr. *a* Außenglied. *b* Innenglied. *c* Stäbchen- und Zapfenfaser. *d* Stäbchen- und Zapfenkorn. *e* Endigung der Faser (Stäbchenkorn, Zapfenfuß). *f* Ellipsoid. *g* Myoid. *h* Membrana limitans externa.

CAJAL, Die Retina der Wirbelthiere. Deutsch von R. GREEFF. 1894. R. GREEFF, Der Bau der menschlichen Retina. (4 Tafeln mit Text.) 1896. Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, in GRAEFE und SÄMISCH, Handbuch der gesammten Augenheilkunde [2], Bd. 1, 1900, Cap. V, S. 74 ff.

[1] Die Erscheinungen desselben vgl. bei den Gesichtsvorstellungen (Cap. XIV).

[2] H. MÜLLER, Ueber die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefäße. Verhandlungen der Würzburger phys.-med. Ges. Bd. 5, 1854, S. 411. Wieder abgedruckt in H. MÜLLERS Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. 1872, S. 27 ff.

einen inneren körnigen Bestandtheil (*f* und *g*), die man das »Ellipsoid« und das »Myoid« genannt hat. Endlich sind die Außenglieder der Stäbchen in der lebenden Netzhaut, so lange sie der Lichteinwirkung entzogen bleiben, durch einen in ihnen aufgelösten Farbstoff, den Sehpurpur, gefärbt. Diesen Farbstoff bewahrt auch die todte Netzhaut, wenn sie dem Lichte entzogen bleibt, unter der Lichtwirkung wird er aber rasch zuerst gelb und dann weiß[1]. Beim Frosch entdeckte BOLL in einzelnen Stäbchen einen grünen Farbstoff, der langsamer im Lichte bleichte. Den Krystallstäbchen der Wirbellosen sowie den Außengliedern der Zapfen fehlen solche Farbstoffe. Doch kommen bei den Vögeln in den Innengliedern der Zapfen rothe, gelbe und grüngelbe Pigmente vor, die sich übrigens von dem Sehpurpur wesentlich dadurch unterscheiden, dass sie lichtbeständig und in der Regel ausschließlich in kleinen Oelkugeln an der Grenze zwischen Außen- und Innenglied abgelagert sind. Beim Menschen und bei den Säugethieren sind die Innenglieder farblos. Sie zeigen aber an den Stäbchen wie Zapfen nicht nur Größen-, sondern auch mannigfache Formunterschiede. Namentlich sind die Zapfen am gelben Fleck, wo sie dicht gedrängt stehen und die Stäbchen fehlen, schmaler und länger als an den Seitentheilen. Wahrscheinlich wichtiger für den Sehact und jedenfalls constanter als die Farbstoffe im Innern der Sinneszellen ist endlich das dunkelbraune oder schwarze Pigment, das, ein Erzeugniss bindegewebiger Zellen der unterliegenden Aderhaut, die ganze Außenfläche der Retina überzieht und sich noch zwischen die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen hineinerstreckt (Fig. 140, *10*). Auch dieses dunkle Pigment, das in den Sehorganen der höheren Thiere den mannigfachen Sehpigmenten der Wirbellosen am nächsten verwandt erscheint, ist ein lichtbeständiger Farbstoff, der aber, ähnlich wie uns dies schon in den Augen der Arthropoden begegnet ist (S. 388), die Eigenschaft besitzt, unter dem Einfluss des Lichtes in langsame Bewegungen zu gerathen, wobei er von der Pigmentschicht aus in die Zwischenräume der Sinneszellen, unter Umständen bis an die Grenze zwischen den Außen- und Innengliedern, eindringt[2]. Als eine Begleiterscheinung dieser Pigmentwanderungen hat man ferner an den Innengliedern der Stäbchen und Zapfen Formänderungen beobachtet, indem sich dieselben bei der Belichtung um ein weniges verkürzten, und im Dunkeln wieder verlängerten[3]

---

[1] BOLL, Monatsber. d. Berliner Akademie. 12. Nov. 1876, 11. Jan. und 15. Febr. 1877. Archiv f. Physiol. 1877, S. 4. 1881, S. 1. KÜHNE, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg. Bd. 1, 1877, S. 1, 105, 225.

[2] ANGELUCCI, Archiv für Physiologie, 1878, S. 353. KÜHNE, HERMANNS Handbuch der Physiologie, Bd. 3, 1879, S. 112. VAN GENDEREN STORT, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 33, 3, 1887, S. 229.

[3] TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 35, 1885, S. 498.

Nach allem dem mangelt es nicht an Erscheinungen, die auf Beziehungen der Lichtreizung zu Vorgängen innerhalb und außerhalb der Sinneszellen hinweisen, und als deren Substrate hauptsächlich Farbstoffe eine Rolle spielen. Offenbar machen es diese Thatsachen in höchstem Grade wahrscheinlich, dass die Lichterregung in der Netzhaut ein photochemischer Vorgang ist, der in unseren bekannten photographischen Verfahrungsweisen seine nächsten Analoga hat. Gleichwohl lässt sich ein bestimmterer Aufschluss über die Natur der hier stattfindenden chemischen Processe den erwähnten Erscheinungen nicht entnehmen, und die in dieser Richtung unternommenen Versuche sind gescheitert, weil sie entweder mit den Thatsachen der Empfindung in Widerspruch geriethen, oder weil sie schließlich doch nicht die wirklich zu beobachtenden Erscheinungen, sondern allerlei gänzlich hypothetische Processe zu Hülfe nahmen[1]. Hält man sich an die Erfahrung, so gibt es offenbar hauptsächlich drei Beobachtungen, die möglicher Weise auf den Process der Lichtempfindung Licht werfen können: die Bleichung des Sehpurpurs, die Pigmentwanderung, und endlich die verschiedene Vertheilung der beiden Hauptformen der Sehzellen, der Stäbchen und Zapfen auf der Retina. Unter diesen Erscheinungen ist die Bleichung des Sehpurpurs diejenige, die am eindringlichsten auf eine chemische Lichtwirkung hinweist. Nichts desto weniger schließt hier der Umstand, dass die Zapfen, die in der menschlichen Netzhaut in der Region der Centralgrube allein vorkommen, gar keinen Purpur führen, eine Beziehung dieses Farbstoffs und seiner Zersetzung zu den fundamentalen Vorgängen der Lichtempfindung von vornherein aus, da gerade die Netzhautmitte alle möglichen Lichtempfindungen vermitteln kann. Am ehesten ließe sich daher diese Substanz mit einer Thatsache in Verbindung bringen, hinsichtlich deren wirklich, wie wir sehen werden, ein gewisses Uebergewicht der peripheren Netzhautregionen über die Netzhautmitte besteht: das ist die größere Empfindlichkeit jener für sehr schwache Lichtreize. Danach ist es denkbar, dass der Sehpurpur zwar nicht selbst die Bedeutung eines den Process der Lichtempfindung vermittelnden Stoffes, aber den einer Hülfssubstanz besitzt, die, je mehr sie sich anhäuft, um so empfindlicher die eigentliche photochemische Substanz für die Lichteinwirkung macht. Als ein solcher »Sensibilisator« würde der Sehpurpur durch seine Zersetzung im Lichte unwirksam werden: zusammenhängend mit der sogenannten »Adaptation«

[1] Als Versuche solcher photochemischer Hypothesen, die zum Theil freilich auch von ihren Urhebern bereits wieder aufgegeben worden sind, seien hier genannt: G. STANLEY HALL. Proceedings of the American Academy. 1878, p. 402. C. LADD FRANKLIN, Mind. 1893, p. 473. Psychol. Rev. vol. 2, 1895, p. 130. EBBINGHAUS, Zeitschrift für Psychol. Bd. 5, 1893, S. 145. ARTH. KÖNIG, Ueber den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen. Sitzungsber. der Berliner Akademie, 1894, S. 577.

der Netzhaut, d. h. mit der Erscheinung, dass das Auge im Dunkeln lichtempfindlicher wird, im Hellen aber gegen Licht sich abstumpft[1]. Wesentlich anders verhält es sich mit den Pigmentwanderungen. Sie sind Erscheinungen, die möglicher Weise mit den photochemischen Sehprocessen direct gar nichts zu thun haben. Wie sie im Arthropodenauge sehr wahrscheinlich mit der Anpassung für Lichtstärken und für das Sehen in Nähe und Ferne zusammenhängen (S. 391 f.), so ist es keineswegs undenkbar, dass sie auch noch im Auge der Wirbelthiere und des Menschen, ähnlich der Bleichung des Sehpurpurs, zu jenen außerordentlich empfindlichen Anpassungsvorrichtungen für Licht und Dunkel gehören, auf die eine große Zahl der später zu besprechenden Veränderungen der Lichtempfindung und der Lichtempfindlichkeit bei wechselnder Lichtstärke hinweisen. Auch im Wirbelthierauge wird ja, wenn sich im Dunkel das Pigment hinter die Außenglieder zurückzieht, oder wenn es umgekehrt in Folge der Lichteinwirkung die Sehzellen in weiterer Ausdehnung umscheidet, darin eine Regulirungsvorrichtung gegeben sein, durch die schwaches Licht wirksamer, starkes aber durch die Absorption der Strahlen relativ unschädlich gemacht wird, während zugleich die vollkommenere Sonderung der Sehzellen die Diffusion der Erregungen verhütet. Daneben ist es freilich durchaus nicht unmöglich, dass die Protoplasmabewegungen, deren Ausdruck jene Pigmentwanderungen sind, selbst an der Zuführung photochemisch wirksamer Stoffe betheiligt sind. Solche mehrfache Wirkungen sind ja häufige Begleiter der Lebensvorgänge. Doch nähere Aufschlüsse über die Natur der photochemischen Processe geben uns auch die Pigmentwanderungen um so weniger, als sie an allen Sehzellen in wesentlich gleichförmiger Weise vor sich zu gehen scheinen, also über die ganz allgemeine Annahme einer functionellen Beziehung nirgends mit Sicherheit hinausführen.

Anders verhält sich dies mit der dritten der oben erwähnten Erscheinungen, mit der verschiedenen Vertheilung der beiden Formen der Sinneszellen, der Zapfen und Stäbchen, über die einzelnen Gebiete der Retina im Auge der Säugethiere und des Menschen. Hier ist, da sich die Empfindungen in der ausschließlich Zapfen führenden centralen Region mit denen der vorwiegend Stäbchen führenden peripheren Gebiete unschwer vergleichen lassen, zugleich die Möglichkeit geboten, wenigstens indirect Beziehungen dieser Elemente zu den etwaigen Verschiedenheiten der photochemischen Vorgänge festzustellen. In der That werden wir sehen, dass solche Empfindungsunterschiede existiren. Während nämlich die Zapfenregion des normalen Auges alle Arten von Licht, das farbige

[1] Vgl. unten Cap. X, 4.

wie das farblose, gleich vollkommen empfindet, ist in den seitlichen, den sogenannten Stäbchenregionen, besonders die Empfindlichkeit für farbloses Licht ausgebildet; das farbige aber wird mit wachsender Entfernung von der Netzhautmitte immer unvollkommener empfunden, und in den seitlichsten Theilen erscheint alles Licht farblos. Auf diese Erscheinungen hat daher J. von Kries die Vermuthung gegründet, die Zapfen seien die specifischen Elemente der Farbenempfindung, die Stäbchen dagegen seien bloß im stande Licht und Dunkel zu unterscheiden[1]. Aber diese Annahme ist nicht durchführbar. Denn nicht nur besteht in Theilen der Netzhaut, die überwiegend Stäbchen führen, immer noch eine deutliche Farbenempfindung; entscheidend ist vor allem, dass die Zapfenregion ebensowohl für Farben wie für hell und dunkel empfindlich ist. Wahrscheinlich hängt daher die verschiedene Reaction der Sinneszellen in den einzelnen Regionen der Retina überhaupt nicht mit diesen Formunterschieden zusammen, sondern sie beruht auf Abweichungen der chemischen Structur der Elemente, die von ihrer äußeren Form relativ unabhängig sind, und die allgemein darin bestehen, dass in den seitlicher gelagerten die photochemischen Processe weniger differenzirt sind. Bedenkt man, dass die Hauptunterschiede der äußeren Form nicht die Innen-, sondern die Außenglieder treffen, die direct vermuthlich gar nichts mit der photochemischen Erregung der Empfindung zu thun haben, so dürfte darum eine andere Deutung dieser Formunterschiede näher liegen. Die stark lichtbrechende Beschaffenheit der Außenglieder lässt nämlich in denselben katoptrische Hülfsapparate vermuthen, analog wie die Krystallkegel in den Augen der Wirbellosen dioptrische Vorrichtungen sind. Nachdem im Wirbelthierauge jene wichtige Umkehrung der Bestandtheile des Sehorgans eingetreten ist, welche die bei den Wirbellosen vom Lichte abgewandten Opticuselemente dem Lichte zukehrt, ist damit auch für die Sinneszellen selbst eine entsprechende Umkehrung und mit dieser eine solche ihrer optischen Bedeutung gegeben: die ursprünglich dioptrisch wirkenden Elemente müssen in katoptrische übergehen[2]. In dieser katoptrischen Wirkung

[1] J. von Kries, Berichte der naturf. Gesellsch. in Freiburg i. B. 1894, S. 61. Zeitschrift für Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane, Bd. 9, 1895, S. 81. Bd. 15, 1897, S. 327. Dagegen: Sherman, Philos. Stud. Bd. 13, 1897, S. 434. Tschermak, Pflügers Archiv, Bd. 70, 1898, S. 297.

[2] Dabei würden übrigens die Außenglieder der Sehelemente nicht sowohl als Aequivalente der Krystallstäbchen im Arthropodenauge anzusehen sein, welche letzteren vielmehr genetisch den durchsichtigen Medien des einheitlichen Auges, speciell der Linse entsprechen, sondern sie würden jenen Ausscheidungen oder Verlängerungen der Sehzellen im einheitlichen Auge der Wirbellosen äquivalent sein, die man als distales Rhabdomen (Purcell, Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894, S. 13 ff.) oder im Auge der Cephalopoden als Stäbchen und Stäbchenkolben bezeichnet hat (Lenhossek, ebend. Bd. 58, S. 642, Fig. 1). Siehe oben Fig. 119, S. 389.

sind aber die Außenglieder der Stäbchen denen der Zapfen offenbar weit überlegen, namentlich wenn man bedenkt, dass die mikroskopische Untersuchung bei beiden eine Plättchenstructur erkennen lässt, vermöge deren die Reflexionswirkung mit der Dicke der Schichten zunehmen muss. Hiernach würden die Außenglieder als Hülfsapparate aufzufassen sein, die wieder, analog dem Sehpurpur, die größere Lichtempfindlichkeit der peripheren Netzhautregionen verstärken. Mit der verschiedenen Entwicklung der Außenglieder hängt dann aber vielleicht die abweichende Gestalt auch der Innenglieder und die verschiedene Form der Leitung zu den Ganglienzellen (Fig. 141) zusammen, da auch diese Verhältnisse bei den schmäleren und in directerer Leitung mit den großen Ganglienzellen verbundenen Stäbchen die Lichtreizung wohl zu einer concentrirteren machen als bei den breiteren Zapfen; wogegen man bei diesen wiederum vermuthen kann, dass sie der Ablagerung photochemisch wirksamer Substanzen einen größeren Raum bieten und insofern allerdings feinere Abstufungen der Reactionen ermöglichen.

Sind so die an der Netzhaut nachweisbaren Wirkungen der Belichtung sowie die verschiedene äußere Gestalt der Sehzellen im wesentlichen wahrscheinlich auf secundäre Momente, nicht auf die mit der Empfindung direct zusammenhängenden photochemischen Vorgänge zurückzuführen, so bleiben demnach rücksichtlich der letzteren unsere Schlüsse vorläufig auf das beschränkt, was uns die experimentelle psychologische Analyse der Licht- und Farbenempfindungen an die Hand gibt. Dabei ist nun von dem allgemeinen psychophysischen Princip auszugehen, dass, wie sich auch Empfindung und photochemische Reizung zu einander verhalten mögen, im allgemeinen qualitativen Unterschieden der ersteren nothwendig Unterschiede der letzteren entsprechen werden. Nur auf der so gewonnenen Grundlage directer Beobachtungen werden dann auch anderweitige Analogien photochemischer Wirkungen, namentlich die bei der Farbenphotographie sich darbietenden, zur näheren Fixirung unserer Vorstellungen über die stattfindenden Vorgänge benutzt werden können. Die Theorie der Lichterregung wird uns darum erst beschäftigen, wenn die für sie maßgebenden Empfindungsphänomene eingehend erörtert sind (Cap. X, 4). Zunächst ist aber, als maßgebend für die allgemeine Auffassung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung, festzuhalten, dass es zahlreiche Netzhautelemente gibt, deren jedes, je nach der Beschaffenheit der äußeren Lichtreize, alle diejenigen Processe in sich entwickeln kann, die in dem vollständigen System unserer Licht- und Farbenempfindungen ihren subjectiven Ausdruck finden, wogegen in andern Elementen jene Processe unvollständiger sind und sich schließlich auf den bloßen Wechsel zwischen Hell- und Dunkelerregung beschränken.

Nun gehören die vollständigen photochemischen Elemente im menschlichen Auge dem centralen Gebiet der Netzhaut an. Es besteht aber nicht der geringste Grund anzunehmen, dass ein einzelner Zapfen dieses Gebietes nicht sämmtliche Licht- und Farbenerregungen unseres optischen Empfindungssystems auslösen könne. In den Seitentheilen der Netzhaut beschränkt sich dann allerdings um so mehr, je excentrischer sie liegen, der Umfang der photochemischen Processe. Auch die äußersten Sehzellen bleiben jedoch mindestens jener beiden Vorgänge, die wir als Hell- und als Dunkelerregung bezeichnen, zugleich fähig. Demnach finden die Verhältnisse der Sehzellen ihre nächste physiologische Analogie in den Eigenschaften der Schmeckzellen (S. 406). Nur ist bei ihnen eine weitergehende und zugleich eine gleichförmigere Differenzirung der Sinneselemente eingetreten, indem sich nicht, wie beim Geschmackssinn, die Sinneszellen, die den abweichenden Reizqualitäten am günstigsten adaptirt sind, räumlich scheiden, sondern indem sich im wesentlichen, von kleineren Schwankungen abgesehen, die aus gewissen, später (Cap. X) zu erörternden Eigenthümlichkeiten der seitlichen Lichtempfindungen zu erschließen sind, sämmtliche lichtempfindliche Elemente gleichzeitig nach der Vollkommenheit ihrer photochemischen Wirkung und nach ihrer Lage zum Netzhautcentrum gradweise abstufen.

Da Pigmente, wie die vergleichende Anatomie lehrt, zu den constantesten Bestandtheilen der Sehorgane gehören, so ist die Untersuchung der Eigenschaften dieser Pigmente für die Aufhellung der Sehprocesse von besonderer Wichtigkeit. Nun finden sich in den Sehwerkzeugen der verschiedenen Thiere hauptsächlich dreierlei Pigmente: 1) in den Innengliedern mancher Zapfen rothe, gelbgrüne und gelbe lichtbeständige Farbstoffe, 2) in den Außengliedern der Stäbchen bei allen Wirbelthieren ein meistens purpurrother, im Licht vergänglicher Farbstoff, der Sehpurpur, in seltenen Ausnahmen statt desselben ein grüner, ebenfalls vergänglicher Farbstoff; endlich 3) ein bei den Wirbellosen die Krystallstäbchen umgebender oder frei abgelagerter, bei den Wirbelthieren die Netzhaut außen überziehender Farbstoff, der bei den ersteren roth, violett oder braun, bei den letzteren stets braun gefärbt und ebenfalls im Lichte dauernd ist. Das erste dieser Pigmente hat die beschränkteste, das dritte die ausgedehnteste Verbreitung. Unter allen Pigmenten scheinen ferner diejenigen der Innenglieder in den Zapfen der Vögel und Reptilien am wenigsten veränderlich durch die Lichteinwirkung zu sein. Nur die allgemeine Eigenschaft der Lichtabsorption durch Farbstoffe lässt daher vermuthen, dass sie zu der Lichtreizung in Beziehung stehen, und zwar würde anzunehmen sein, dass jedes Pigment die Wirksamkeit der zu ihm selbst complementären farbigen Strahlen erhöht, weil es diese am meisten absorbirt, d. h. die Energie derselben verbraucht[1]. Die stärksten Veränderungen durch die Lichteinwirkung

[1] Uebrigens macht es die sonstige Beschaffenheit der farbigen Oelkugeln in den Augen der Vögel und Reptilien nicht wahrscheinlich, dass sie selbst zu den bei der Licht-

erfährt im Gegensatze hierzu der Sehpurpur, der gelöste Farbstoff der Stäbchenaußenglieder; zugleich ist die Geschwindigkeit dieser Veränderungen von der Wellenlänge des Lichtes abhängig, indem sie bei einfarbiger Beleuchtung im Grün am schnellsten, dann in abnehmender Stärke im Blau, Violett, Gelb, und im Roth am langsamsten erfolgen[1]. Das dritte Pigment endlich, dasjenige der eigentlichen Pigmentschicht, dem zugleich die meisten Augenpigmente der Wirbellosen äquivalent sind, erfährt keine Veränderungen in seiner Farbe. Doch sind die Pigmentzellen selbst im Dunkeln reichlicher von Pigment erfüllt, bei der Belichtung werden sie blasser in Folge der in die Zwischenräume der Außenglieder stattfindenden Pigmententleerung[2].

Trotz der Bedeutung, die einzelne der Sehpigmente, namentlich die farbigen, der Sehpurpur und die Zapfenpigmente der Vögel und Reptilien, für die photochemischen Vorgänge der Lichtreizung besitzen mögen, müssen wir doch annehmen, dass diese zumeist in farblosen Substanzen stattfinden, da die Zapfen und die Innenglieder der Stäbchen, die Hauptsubstrate jener Vorgänge, bei den meisten Wirbelthieren farblos sind und durch die Einwirkung farbigen Lichtes keine nachweisbaren Farbenänderungen erfahren[3]. Dagegen beobachtete TH. W. ENGELMANN[4], dass sich die Innenglieder der Netzhautelemente unter der Einwirkung von Licht verkürzten und im Dunkeln wieder verlängerten. Nun kann man allerdings bezweifeln, ob diese Lichtveränderung mit dem Sehacte etwas zu thun habe, da ähnliche Wirkungen der Belichtung auch an anderen lebenden Zellen zu beobachten sind. Doch ist bemerkenswerth, dass ENGELMANN derartige Formveränderungen der Innenglieder sogar am nichtbelichteten Auge beobachten konnte, wenn er das andere Auge dem Licht aussetzte, ein Versuch, der zugleich auf jene sensible Reflexbahn zwischen den beiden Netzhäuten hinzuweisen scheint, die auch durch die anatomische Untersuchung (S. 183 f., 426) und überdies durch functionelle Beziehungen der beiden Augen nahegelegt wird (s. unten Cap. X, 4). Zu der Annahme einer derartigen Verbindung gelangte überdies ENGELMANN noch bei der Untersuchung der elektrischen Eigenschaften des Auges. Er fand nämlich, dass der Strom, der durch Ableitung vom Auge des Frosches am Galvanometer nachweisbar war, in seiner Stärke schwankte, als das Auge der anderen Seite durch Licht gereizt wurde[5]. Dabei dürfen die Stromschwankungen bei der Lichtreizung des Auges, die auch noch von andern Beobachtern wahrgenommen wurden[6], wohl hier, ebenso wie der Actionsstrom der Muskeln

---

erregung betheiligten photochemischen Bestandtheilen gehören. Eher könnte man daran denken, dass durch die Absorption in ihnen die Wirksamkeit der entsprechenden Strahlen abgeschwächt wird, dass sie also eine Schutzeinrichtung sind, die mit dem Leben der Thiere in einem gleichförmig gefärbten Medium zusammenhängt. Dadurch würde sich zugleich die Lichtbeständigkeit dieser Farbstoffe erklären.

[1] KÜHNE, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, Bd. 1, S. 185 ff. Die eleganteste Form für die Nachweisung der Lichtbleichung besteht in der von KÜHNE gelehrten Herstellung von »Optogrammen«, d. h. in der Erzeugung von Bleichungsbildern heller Objecte auf der rothen Netzhaut im Dunkeln gehaltener Thiere.

[2] KÜHNE, Chemie der Netzhaut, HERMANNS Physiol. Bd. 3, S. 332. VAN GENDEREN STORT, Archiv f. Ophth. Bd. 33. 3. S. 229 ff.

[3] Vgl. übrigens dazu die unten (Nr. 4, c) folgenden Bemerkungen.

[4] PFLÜGERS Archiv, Bd. 35, S. 498.

[5] TH. W. ENGELMANN, Festschrift zu HELMHOLTZ' 70. Geburtstag. 1891, S. 195.

[6] DEWAR and M'KENDRICK, Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 27, 1874, p. 156. WALLER, Brain. Vol. 18, 1895, p. 200.

bei ihrer Contraction, an und für sich als Symptome chemischer Zersetzungsvorgänge gedeutet werden.

Gegenüber den Innengliedern der Zapfen und Stäbchen, die als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen sind, stellen nun die Außenglieder schon anatomisch eine Cuticularbildung dar, die durch ihre stark lichtbrechenden Eigenschaften auf eine bestimmte optische Function hinweist. Mit der Lichtempfindung würde sich diese optische Function offenbar nur dann in Verbindung bringen lassen, wenn der physiologische Vorgang der Lichterregung selbst nicht als ein chemischer, sondern als ein mechanischer, direct auf bestimmte Modificationen der Lichtschwingungen zurückzuführender gedeutet werden könnte. Eine solche mechanische Empfindungstheorie wurde in der That von W. Zenker auf Grund der von M. Schultze entdeckten Plättchenstructur der Außenglieder angedeutet, indem er dabei eine von ihm über die Entstehung der Farben bei der Farbenphotographie entwickelte Theorie auf den Vorgang des Sehens anwandte. Danach sollten die Licht- und speciell die Farbenempfindungen auf die in dünnen Plättchen entstehenden Interferenzerscheinungen zurückzuführen sein. Als die eigentlichen Empfindungselemente würden dann die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen gelten müssen[1]. Abgesehen davon, dass dies an und für sich unwahrscheinlich ist, widerspricht die Analogie zwischen Lichtanalyse und Klanganalyse, die Zenker seiner Hypothese zu Grunde legte, durchaus den Erscheinungen des Lichtsinnes. Ebenso aber gibt dieselbe über Nachbilder, Contrast u. s. w. keine zureichende Rechenschaft. Immerhin bleibt es ein richtiger Gedanke der Zenker'schen Theorie, dass die nächsten physikalischen Analogien, auf die man zurückgehen muss bei dem Versuch, über die Lichtwirkungen in der Netzhaut Rechenschaft zu geben, wahrscheinlich in den Erscheinungen der farbigen Photographie gegeben sind. Diese kann aber wieder, wie die nähere Analyse ihrer Bedingungen gezeigt hat, auf doppeltem Wege zu stande kommen: erstens auf mechanischem, indem stehende Wellen entstehen, bei denen die Molecüle der belichteten Schicht in denselben Wellenlängen weiterschwingen, in denen sie von dem äußeren Lichte getroffen wurden; und zweitens auf chemischem, indem das Licht von bestimmten Stoffen absorbirt wird und durch Zersetzung derselben andere, farbige Stoffe erzeugt[2]. Nun ist nach dem ganzen Charakter der Sehprocesse, ihren Begleiterscheinungen und subjectiven Folgewirkungen durchaus anzunehmen, dass dieselben in der zweiten dieser Formen der

[1] M. Schultze, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 3, 1867, S. 248. W. Zenker, ebend. S. 249 ff. Vgl. auch W. Zenker, Lehrbuch der Photochromie. 1868. 2. Aufl., herausgeg. von B. Schwalbe, 1900. Näheres zur Kritik der Zenker'schen Theorie vgl. in der ersten Auflage dieser Grundzüge (1874), S. 333 f. Uebrigens sind solche Versuche einer mechanischen Lichtempfindungstheorie gelegentlich auch mit der Voraussetzung, dass die Innenglieder die empfindenden Apparate seien, verbunden worden. Weiter ausgeführt ist eine solche Theorie von A. Göller, wobei derselbe aber nicht, wie Zenker, von den Interferenz-, sondern von den Polarisationserscheinungen ausgeht, indem er speciell die Rotationspolarisation in einem Quarzkrystall als Analogie benutzt. Die Achse der elliptischen Schwingungen soll dabei der Farbenqualität, die Amplitude der Schwingungen der Lichtintensität entsprechen. (Archiv für Physiologie. 1889, S. 139.) Doch sind die Grundlagen dieser sinnreichen Theorie allzu hypothetisch. Auch würden sich aus ihr kaum die Nachwirkungen der Lichterregung, die Contrasterscheinungen u. s. w. ohne die Zuhülfenahme weiterer unwahrscheinlicher Hülfshypothesen ableiten lassen.

[2] O. Wiener, Wiedemann's Annalen der Physik, Bd. 50, 1890, S. 205. Bd. 55, 1895. S. 223.

Farbenphotographie, in der Erzeugung von Körperfarben durch die Zersetzung lichtempfindlicher Substanzen, ihr Analogon haben. Dabei ist nur bemerkenswerth, dass die der Farbenzersetzung unterliegenden Substanzen in diesem Fall selbst in der Regel farblos sind, und dass die Lichtwirkungen, obgleich sie als photochemische Processe viel länger dauern als die Erregungen der mechanischen Sinne, doch im Vergleich mit den sonstigen photographischen Wirkungen relativ schnell vergehen. Aus diesem Grunde, und da überdies die Wirkungen an die lebenden Sehsubstanzen gebunden sind, lässt sich vorläufig an eine unmittelbare objective Nachweisung der photochemischen Effecte hier nicht denken, sondern wir bleiben auf die aus den subjectiven Phänomenen der Empfindung sich ergebenden Schlüsse angewiesen. Ist der photochemische Process der Lichtempfindung aller Wahrscheinlichkeit nach an die Innenglieder der Zapfen und Stäbchen gebunden, so wird nun aber um so mehr für die Außenglieder eine rein optische Function nahegelegt; und diese lässt sich wohl zu den verschiedenen Eigenschaften der Gebilde in den Regionen des centralen und des peripheren Sehens sowie zu den genetischen Verhältnissen des Sehorgans in die einfachste Beziehung bringen, wenn man sie, wie oben ausgeführt, als eine katoptrische auffasst[1].

4. Allgemeine Ergebnisse aus den Thatsachen der Sinnesentwicklung.

a. Vergleichender Rückblick auf die Structurverhältnisse der Sinnesorgane.

Vergleichen wir die Einrichtungen, die in den verschiedenen Sinnesorganen zur Auffassung der Reize getroffen sind, so bietet der allgemeinste Sinn, der Tastsinn, die einfachsten Verhältnisse dar. Die Druckreize können hier wahrscheinlich durch die Nervenfasern selbst aufgenommen werden; nur an einzelnen Stellen finden sich Vorrichtungen, durch welche die Zuleitung der Eindrücke zu den Nervenenden erleichtert wird. Ob außerdem noch besondere Endapparate für die Wärme- und Kältereize existiren, bleibt ungewiss: die Verhältnisse der Reizbarkeit lassen in diesem Fall die Vermuthung einer indirecten, durch die erregende oder hemmende Wirkung der Gefäßinnervation vermittelten Wirkung als gerechtfertigt erscheinen. Hierdurch würde die durch die Eigenschaften der Empfindung nahe gelegte Vorstellung, dass kalt und warm, ebenso gut wie schwarz und weiß, gegensätzliche Empfindungen sind, wieder in ihre Rechte eingesetzt. Es würde sich aber auch weiterhin daraus erklären, dass thatsächlich (im Fieberfrost) Kälteempfindungen in Folge vasomotorischer Reizung und ohne entsprechende Temperaturänderungen der

[1] In diesem Sinne haben schon vor langer Zeit und vor der Kenntniss der diese Annahme unterstützenden Plättchenstructur HANNOVER (MÜLLERS Archiv, 1840, S. 326) und BRÜCKE (ebend. 1844, S. 444) in den Außengliedern katoptrische Apparate vermuthet.

Haut vorkommen, und dass an Oberflächen, an denen nur freie Nervenendigungen nachgewiesen sind, Druck- wie Temperaturerregungen stattfinden können. In Folge dessen scheint es geboten, die qualitativen Unterschiede dieser Empfindungen überhaupt nicht auf die Reizung verschiedener Endorgane, sondern auf verschiedene Erregungsprocesse zurückzuführen, während die Endorgane selbst (Tastkörper, Endkolben, VATER'sche Körper) ihrer Verbreitung wie ihrer Structur nach nicht sowohl dazu angelegt scheinen, den äußeren Reiz in andere Reizformen umzuwandeln, als die Reizbarkeit zu erhöhen. Dem Tastsinn stehen sodann der tonische Sinn und der Gehörssinn, die beide auch entwicklungsgeschichtlich auf das engste zusammenhängen, insofern am nächsten, als bei ihnen, ähnlich wie bei den Druckempfindungen, mechanische Erschütterungen der Nervenenden die Reizung bewirken. Diese aber scheinen nicht bloß in dem tonischen Organ des Vorhofs und der Bogengänge, sondern auch in dem zur analytischen Auffassung der Schalleindrücke entwickelten Theil des Organs, in der Grundmembran der Schnecke, die Nervenenden selber zu treffen. Dabei erscheinen die epithelförmigen Endzellen durch die Leichtigkeit, mit der sich mechanische Erschütterungen auf sie übertragen, wohl geeignet, Schallreize von geringer Intensität auf die als Resonanzapparat wirkende Grundmembran fortzupflanzen, während stärkere Schallbewegungen überdies direct durch die Labyrinthflüssigkeit auf dieselbe übertragen werden können.

Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse bei den drei weiteren Specialsinnen. In der Geruchs- und Geschmacksschleimhaut sind zwar ebenfalls nicht selten cilien- oder borstenförmige Fortsätze der Endepithelien an der Reizeinwirkung betheiligt. Aber dabei pflanzt sich doch sichtlich niemals die mechanische Bewegung als solche auf die Endgebilde fort, sondern es ist eine chemische Einwirkung, die, sei es zunächst mittelst jener Fortsätze, sei es durch die unmittelbare Einwirkung auf das Protoplasma der Sinneszellen, den Reizungsvorgang hervorruft. Hier weicht also die Art des letzteren wesentlich von seiner äußeren Ursache ab. Sehr verschiedene Reize können den nämlichen Erregungsvorgang auslösen, und die Beziehung zwischen Qualität der Empfindung und Form des Reizes ist nur eine indirecte, insofern gewissen Classen chemischer Einwirkung übereinstimmende Formen der Erregung zu entsprechen pflegen. Aber die Empfindung folgt nicht, wie bei den Tönen und Klängen, unmittelbar der Form des Reizes, sondern sie ist nur ein verhältnissmäßig rohes Reagens für gewisse bedeutendere Differenzen der chemischen Einwirkung. Dabei stimmen zugleich Geruchs- und Geschmackssinn darin überein, dass offenbar jede Sinneszelle verschiedener chemischer Reizreactionen fähig ist und daher eine Mehrheit von Empfindungen

vermitteln kann. Nur darin besteht zwischen beiden ein Unterschied, dass die Riechzellen mannigfaltigeren Reizen zugänglich sind, und dass dagegen bei den Schmeckzellen Unterschiede der Reizempfänglichkeit vorkommen, die mit localen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Theile der Geschmacksfläche zusammenhängen. Der Gesichtssinn schließt sich endlich in allen seinen Eigenschaften den beiden letztgenannten Sinnen näher an als dem Gehörs- und dem Tastsinne. Er unterscheidet sich von ihnen nicht sowohl durch die Feinheit der objectiven Reizanalyse — hierin übertrifft er sie kaum, da sehr verschiedene Formen der Lichtreizung für die Empfindung nicht unterscheidbar sind, — als durch die Genauigkeit in der Unterscheidung der subjectiven Reizerfolge, der Empfindungen, die er in die stetige Mannigfaltigkeit der Farben ordnet, der im Gebiete jener niedrigeren chemischen Sinne kein ähnlich ausgebildetes Continuum entspricht. Bei ihnen sind zu einem solchen nur Bruchstücke vorhanden, die sich theils in gewissen Geruchs- und Geschmacksnuancen, theils in Mischempfindungen zu erkennen geben[1]. Auch von den Sinneszellen der Retina vermag übrigens offenbar jede einzelne photochemische Einwirkungen von sehr verschiedener Beschaffenheit zu erfahren und auf sie, analog den Riech- und Schmeckzellen, mannigfaltige Empfindungen zu vermitteln. Doch finden sich bei ihnen wohl regelmäßigere und deutlicher abgestufte Eigenthümlichkeiten, während außerdem photochemische und photomechanische Hülfsvorgänge (Bleichung des Sehpurpurs, katoptrische Einrichtungen und Pigmentwanderungen) bestehen, durch die wahrscheinlich wichtige Unterschiede der intensiven Lichtempfindlichkeit in den peripheren und centralen Regionen der Netzhaut bewirkt werden.

Durch diese Verhältnisse gewinnt nun die oben (S. 367) vorläufig eingeführte Unterscheidung der mechanischen und der chemischen Sinne ihre nähere Begründung. Bei den mechanischen Sinnen steht der Vorgang in den Nervenfasern dem äußeren Reizungsvorgang viel näher: wir empfinden den letzteren mit ihnen gleichsam unmittelbarer als mit den chemischen, bei denen die Form der Erregung in höherem Grade von der unbekannten Molecularconstitution der Endorgane abhängt. Insofern sind die mechanischen Sinne die einfacheren. Dem entspricht es auch, dass der allgemeinste unter ihnen, der Tastsinn, die Grundlage für die Entwicklung der Specialsinne gewesen ist. Bei

[1] Vgl. unten Cap. X, 2. Es mag jedoch Thiere geben, bei denen die beim Menschen nur als Anlage vorhandene Disposition zu einem Continuum der Geruchs- und der Geschmacksempfindungen zu einer wirklichen Ausbildung gelangt ist, ebenso wie anderseits Organismen existiren, denen das Continuum der Gehörs- und Lichtempfindungen, das der Mensch besitzt, fehlt, obgleich sie einzelne Schall- und Lichtarten unterscheiden.

dreien der letzteren hat sich diese Entwicklung wohl im Anschlusse an Wimperzellen vollzogen, die im niederen Thierreich als besondere Ausstattungen einzelner Theile der Hautbedeckung auftreten. Die sogenannten Hörhaare der tonischen Sinne und des Gehörssinnes, die Fortsätze der Riech- und Geschmackszellen sind Cilien, die durch Lage und Beschaffenheit für bestimmte Reizformen vorzugsweise empfänglich sind. Andere Epithelzellen der Hautbedeckung sind durch Pigmentablagerung und Cuticularbildungen der photochemischen Wirkung des Lichtes zugänglich und so zu Aufnahmegebilden für Lichtreize geworden. Auf den weiteren Stufen der Sinnesentwicklung greifen dann aber außerdem in diese die Rückwirkungen ein, welche die Ausbildung der einzelnen Sinnesorgane auf die zugehörigen Centraltheile des Nervensystems ausübt. Die Anfänge dazu finden sich schon bei den höheren Wirbellosen in der Entwicklung besonderer Ganglien, die einzelnen Sinnesgebieten zugeordnet sind. Bei den Wirbelthieren endlich greift dieses Moment ebensowohl in die Entstehung der Sinnesorgane wie in die des centralen Nervensystems entscheidend ein, indem die erste Ausbildung eines Vorderhirns durchaus an die mächtigere Entfaltung des Geruchsapparats, bei den höheren Thieren die Gliederung des Mittel- und Zwischenhirns an die des Gesichtssinns gebunden erscheint. Damit hängt es dann auch wohl zusammen, dass gerade diese beiden Sinneswerkzeuge, das Riech- und das Sehorgan, selbst als Fortsetzungen und äußere Provinzen des Gehirns der Wirbelthiere erscheinen, so dass hier der bei der ursprünglichen Ausbildung dieser Sinne ebenfalls vorhandene Zusammenhang mit dem allgemeinen Sinnesorgan der Körperbedeckung zurückgedrängt wird.

In diesen Beziehungen zu dem centralen Nervensystem ist sichtlich zugleich eine Erscheinung begründet, die auf den vollkommeneren Entwicklungsstufen schon der Wirbellosen allen Sinnesorganen, und dabei freilich den einzelnen wieder in verschiedener Weise, eigen ist. Sie besteht in dem Auftreten von Nervenzellen, die, außerhalb der eigentlichen Centralorgane gelegen, den Sinneswerkzeugen als Hülfsapparate beigegeben sind. Auch hier scheidet sich der allgemeine Sinn von sämmtlichen Specialsinnen dadurch, dass die den Hautsinnesorganen beigegebenen Nervenzellen zwar außerhalb des Centralorgans, aber diesem doch in Gestalt der Spinalganglienzellen so nahe liegen, dass die sensibeln Nerven der Haut das ausgedehnteste Neuronengebiet des Körpers bilden (Fig. 21, S. 42). Dem gegenüber ist nun bei allen Specialsinnen eine letzte Station centraler Zellen in die Enden der Sinnesnervenleitung verlegt; daher dieses letzte Neuronengebiet in diesem Fall an der Bildung des Sinnesorgans selbst theilnimmt. Man wird nicht umhin können, die Bedeutung dieser Einrichtung mit den allgemeinen Principien der

physiologischen Mechanik der Nervensubstanz in Zusammenhang zu bringen. Nach dieser sind die Nervenzellen Apparate zur Ansammlung von Arbeitsvorrath, die, je nach der Art ihrer Verbindung mit den Nervenfasern, entweder zugeleitete Erregungen hemmen, oder solche verstärkt durch die in ihnen frei werdenden Kräfte auf weitere Fasern übertragen. Dabei werden, um in der Sprache der früher entwickelten Molecularhypothese zu reden, die Sinnesnervenfasern im allgemeinen auf ihrer peripheren Seite mit der peripheren, auf ihrer centralen mit der centralen Region der Zellen in Verbindung stehen (S. 93 ff.). In der That bestätigt dies die anatomische Untersuchung, nach der in der Regel der Achsenfaden der Zellen in eine Sinnesnervenfaser übergeht. Hiernach können diese Anhangszellen wohl als Vorrichtungen betrachtet werden, die theils den durch die besonderen Endgebilde zugeleiteten Reizungsvorgang verstärken, theils die für eine größere Zahl aufeinander folgender Reizungen erforderliche Kraftsumme den Nerven zur Verfügung stellen.

b. Die Lehre von den specifischen Sinnesenergien.

Ueber die Gesammtheit der Thatsachen, die sich auf das Verhältniss der äußeren Reize zu den Empfindungen innerhalb der verschiedenen Sinnesgebiete beziehen, sucht man in der Physiologie in der Regel durch das zuerst von JOHANNES MÜLLER aufgestellte »Gesetz der specifischen Sinnesenergien« Rechenschaft zu geben. Nach diesem Gesetz soll die Qualität der Empfindung eine der Substanz eines jeden Sinnesnerven durchaus eigenthümliche Function sein. Indem wir Licht, Schall, Wärme u. s. w. empfinden, komme uns nichts von dem äußern Eindruck, sondern nur die Reaction unserer Empfindungsnerven auf diesen zum Bewusstsein. Die specifische Energie aber soll sich in doppelter Weise äußern: einmal darin, dass jeder Sinnesnerv bestimmten Reizen allein zugänglich sei, der Sehnerv dem Licht, der Hörnerv dem Schall u. s. w., und sodann darin, dass jeder Nerv auf die allgemeinen Nervenreize, namentlich den mechanischen und elektrischen, nur in der ihm specifischen Form reagire. Da nun aber diese specifische Reizbarkeit wenigstens ursprünglich nicht sowohl auf einer Eigenthümlichkeit der Nerven selbst als darauf zu beruhen scheint, dass jedem derselben besondere Endgebilde beigegeben sind, welche die Uebertragung bestimmter Formen der Reizbewegung auf die Nervenenden vermitteln, so hat man in neuerer Zeit meist die Lehre in dieser ihrer ursprünglichen Form aufgegeben und die specifische Sinnesleistung theils den Endgebilden in den Sinnesorganen, theils den Endorganen im Gehirn zugeschrieben. Die Nervenfasern werden nach einem oft gebrauchten Bilde mit Telegraphendrähten verglichen, in denen immer dieselbe Art des elektrischen Stromes geleitet wird, die aber, je nachdem man die

Enden des Drahtes mit verschiedenen Apparaten in Verbindung setzt, die verschiedensten Effecte hervorbringen, Glocken läuten, Minen entzünden, Magnete bewegen, Licht entwickeln kann u. s. w.[1]. Wird nun außerdem zugegeben, dass die peripheren Endgebilde nach ihrer ganzen Einrichtung wahrscheinlich nur die Uebertragung der specifischen Reizformen auf die Nervenfasern, nicht selbst die Empfindung vermitteln, so bleiben allein die centralen Sinnesflächen übrig, auf deren mannigfache Energien dann alle Unterschiede der Empfindung bezogen werden. Da jedoch die Gehirnphysiologie lehrt, dass der Satz von der functionellen Indifferenz wohl im selben Umfange, in welchem er in Bezug auf die Nervenfasern angenommen ist, auch auf die centralen Endigungen derselben ausgedehnt werden muss, weil sonst die mannigfachen Erscheinungen des Functionswechsels und der Stellvertretung nicht erklärbar sein würden (S. 328 ff.), so ergeben sich dieser Lehre offenbar ernstliche Schwierigkeiten.

Diese Schwierigkeiten steigern sich noch, wenn man das Princip der specifischen Energien nicht bloß, wie es J. MÜLLER that, zur Interpretation der Unterschiede der verschiedenen Arten der Sinnesempfindung, der Tast-, Schall-, Lichtempfindungen u. s. w., anwendet, sondern wenn man es, wie es seit HELMHOLTZ zu geschehen pflegt, auch auf die qualitativen Empfindungsunterschiede eines und desselben Sinnes ausdehnt. Im Sehnerven sollen z. B. dreierlei Nervenfasern oder, nach der späteren Modification dieser Hypothese, im Gehirn, möglicher Weise auch schon in der Netzhaut, sollen dreierlei Elemente existiren, roth-, grün- und violettempfindende, den drei sogenannten Grundfarben entsprechend. Da nun der örtlich beschränkteste Lichteindruck immer nur in einer bestimmten Farbe wahrgenommen wird, so ist man genöthigt auf der kleinsten Fläche der Retina schon eine Mischung dieser drei Fasergattungen oder ihrer Endgebilde vorauszusetzen, eine Annahme, die mit dem Durchmesser der Stäbchen, deren jedes, wie es scheint, nur je eine Primitivfibrille aufnimmt, kaum in Einklang zu bringen ist. Noch größer werden die Schwierigkeiten im Gehörorgan. Hier nimmt man wegen der analysirenden Fähigkeit des Ohrs an, jedem einfachen Ton von bestimmter Höhe entspreche eine bestimmte Nervenfaser, die mit dem auf sie abgestimmten Theil der Grundmembran in Verbindung stehe. Nun ist aber unsere Tonempfindung eine stetig veränderliche, die ganz allmählich von einer Tonhöhe zur andern übergeht. Man müsste also unendlich viele Nervenfasern postuliren. Um dem zu entgehen, setzt HELMHOLTZ voraus, durch einen Ton, der zwischen den der specifischen Empfindung je zweier Fasern entsprechenden Tönen in der Mitte liege, würden beide in Erregung versetzt, und zwar beide gleich

---

[1] HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen[4], S. 245.

stark, wenn der betreffende Ton genau die Mitte halte zwischen den zwei Grundempfindungen, verschieden stark, wenn er der einen oder andern näher sei[1]. Dies steht aber im Widerspruch mit der Thatsache, dass ein einfacher Ton immer nur eine einfache Empfindung bewirkt. Denn bei den Tönen, die in dem Intervall zwischen den Grundempfindungen zweier Nervenfasern liegen, müsste offenbar eine zusammengesetzte Empfindung erwartet werden. Aehnliche Einwände erheben sich beim Geruchs- und Geschmacksorgan, wie sich aus dem, was oben über diese Sinne bemerkt wurde, ohne weiteres ergibt.

Auf der andern Seite entspricht der Satz, dass jeder Sinnesnerv auf jeden beliebigen Reiz in seiner specifischen Energie reagire, in dieser allgemeinen Fassung nicht ganz den beobachteten Thatsachen. Die Empfindungen, die bei mechanischer oder elektrischer Reizung der sensibeln Nerven der Haut entstehen, können wohl je nach der Stärke der Reize bald als Schmerz- bald als Mischungen von Druck- und Temperaturempfindungen gedeutet werden. Bei den übrigen Sinnesnerven scheint jedoch die specifische Reaction nur dann mit einiger Sicherheit einzutreten, wenn das periphere Organ gereizt wird, während der Nerv selbst viel schwerer erregbar ist. Besonders auffallend ist in dieser Hinsicht die geringe Erregbarkeit des Acusticus, um so mehr, da bei diesem Nerven allein Versuche, bei denen eine Miterregung des Sinnesorgans mit einiger Sicherheit vermieden war, ausgeführt sind[2]. Mag es aber auch sein, dass bei zureichender Stärke der Reize jeder Sinnesnerv mit seiner specifischen Empfindung antwortet, so scheint es doch, dass dies immer nur dann geschieht, wenn das Sinnesorgan zuvor functionirt hat, der Nerv also auf den durch den specifischen Reiz ausgelösten Reizungsvorgang »eingeübt« ist. Denn den Blind- und Taubgeborenen und selbst den in früher Lebenszeit (etwa vor dem vierten bis fünften Lebensjahr) erblindeten und gehörlos gewordenen Menschen mangeln die Licht- oder die Klangempfindungen vollständig, obgleich die Sinnesnerven und ihre centralen Endigungen zunächst vollkommen ausgebildet sein können, da die degenerativen Processe der Nervensubstanz in Folge des Functionsmangels nur sehr allmählich eintreten[3]. Dagegen beobachtet man, dass, sobald einmal die peripheren Sinnesorgane unter der Einwirkung der normalen Sinnesreize eine zureichende Zeit functionirt haben, die Licht- oder Klangempfindungen,

---

[1] Helmholtz, a. a. O. S. 230.

[2] Gradenigo (Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. 28, 1889, S. 191) schätzt die Procentzahl normaler Individuen, die auf elektrische Reizung des Acusticus mit Schallempfindungen reagirten, auf 4—6. Nur in entzündlichen Zuständen wurde die Erscheinung häufiger beobachtet.

[3] A. Foerster, Die Missbildungen des Menschen. 1861, S. 59, 78. Vgl. oben Cap. II, S. 45 f.

ohne Zweifel wegen der nun möglich gewordenen centralen Wiedererneuerung, als Erinnerungsbilder erhalten bleiben[1]. Nimmt man alles dies zusammen, so kommt man bei unbefangener Erwägung zu dem Schlusse, dass, vielleicht mit Ausnahme der durch Reizung sensibler Hautnerven entstehenden Empfindungen, die einzelnen Sinnesenergien zu ihrer Entstehung der normalen, durch den adäquaten Reiz eingeleiteten Function der peripheren Sinneselemente bedürfen, dass aber dann allmählich durch die fortwährende Einwirkung der peripheren Reize theils in den Nerven selbst, theils in den centralen Endgebilden derselben moleculare Aenderungen hervorgebracht werden, vermöge deren sie auf jeden zureichend starken Reiz in der gleichen Weise wie ursprünglich auf die specifischen Sinnesreize der peripheren Elemente reagiren. Daraus wird es dann zugleich begreiflich, dass die Uebertragung nichtadäquater Reize in die in dem Nerven vorherrschend gewordene Molecularbewegung eine bald mehr bald minder vollkommene ist, und dass sie insbesondere bei den Nerven der Specialsinne eine relativ beschränkte zu sein scheint, da hier nichtadäquate Reize direct auf den Nerven selbst angewandt nur schwer dessen specifische Empfindungsreaction auslösen. Indem nun aber anderseits, wie beim Sehnerven mit Sicherheit nachgewiesen, bei dem Geruchs- und Geschmacksnerven wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich ist, die Nerven der chemischen Sinne, deren adäquate Reize in chemischen Vorgängen innerhalb gewisser Sinneszellen bestehen, bei der directen Einwirkung dieser Reize nicht erregbar sind, so ergibt sich speciell für diese Classe specifischer Sinne auch aus dieser Thatsache die Abhängigkeit der Entstehung specifischer Empfindungen von den Bedingungen der peripheren Reizung[2].

Was für die Sinnesnerven und ihre Endigungen in den Sinnescentren gilt, dass muss nun aber naturgemäß auch auf die peripheren Sinneselemente seine Anwendung finden. Auch hier wird man die specifischen Energien nicht als ursprüngliche und darum für alle Zeit absolut

[1] Nach verschiedenen Erkundigungen, die ich bei in früher Lebenszeit Erblindeten anzustellen Gelegenheit hatte, möchte ich vermuthen, dass etwa das achte Lebensjahr die Grenze ist, von der an intensivere und unter Umständen farbenreiche Erinnerungsbilder bis in eine spätere Lebenszeit trotz totaler Erblindung erhalten bleiben. Bemerkenswerth ist in dieser Beziehung namentlich das Zeugniss eines intelligenten, wissenschaftlich gebildeten und im Beobachten geübten Mannes, der, im achten Lebensjahr total erblindet, mich, in einem Lebensalter zwischen dreißig und vierzig stehend, versicherte, dass er sehr lebhaft träume, und dass seine Traumbilder stets ihre farbige Beschaffenheit bewahrt hätten.

[2] Dabei ist hervorzuheben, dass sich in dieser Beziehung der allgemeine Hautsinn und, wie die Hörreactionen labyrinthloser Tauben (S. 422 f.) vermuthen lassen, auch der Gehörssinn abweichend verhalten, was sich wohl daraus erklärt, dass in beiden Fällen die specifischen Reize nicht auf specifische Sinneszellen, sondern auf die Nervenfasern selbst einwirken, — ein Unterschied, in welchem noch einmal das oben hervorgehobene wesentlich abweichende Verhalten der mechanischen von den chemischen Sinnen seinen Ausdruck findet.

unerklärliche Eigenschaften gelten lassen können, sondern als Producte einer Wechselwirkung zwischen äußerem Reiz und aufnehmendem Organ, durch welche das letztere zur Aufnahme des adäquaten Reizes immer geeigneter gemacht wurde, womit dann in entsprechendem Maße die Empfindungen sich differenzirten. In der That weist ja hierauf ebensowohl die Entwicklungsgeschichte der Sinneswerkzeuge in der Thierreihe wie die Anpassung, die in den entwickelten Sinnesorganen an die specifischen Sinnesreize eingetreten ist, hin. Denn alle diese Thatsachen sind mit dem starren Begriff der specifischen Sinnesenergie unvereinbar. Die physiologische Beobachtung zeigt aber außerdem, dass jene Entwicklung, die im Thierreich allmählich zu einer Differenzirung der verschiedenen Sinnesfunctionen aus dem allgemeinen Sinne geführt hat, nicht als ein völlig abgeschlossener Vorgang angesehen werden kann, da erstens in jedem Individuum die anregende Wirkung der äußeren adäquaten Sinnesreize von neuem wirken muss, wenn überhaupt das betreffende Empfindungssystem entstehen soll, und da zweitens in einem gewissen Grade auch beim Menschen und bei den höheren Thieren das Hautsinnesorgan die Bedeutung eines allgemeinen Sinnesgebiets bewahrt. Dass jeder Einzelne mindestens während einer gewissen Zeit seines Lebens äußeres Licht gesehen, äußeren Schall gehört haben muss u. s. w., um dieser Empfindungen überhaupt fähig zu sein, darin bewährt sich in jeder individuellen Lebensgeschichte der Satz, dass die Sinnesempfindungen keine ursprünglich gegebenen oder rein subjectiv erzeugten, sondern dass sie gewordene, aus der Wechselwirkung der Reize mit den empfindenden Elementen entstandene psychophysische Vorgänge sind. Und darin, dass der Hautsinn eigentlich specifische Sinneselemente wahrscheinlich nicht besitzt, sondern es nur zur Entwicklung äußerer Hülfsapparate bringt, welche die Empfindlichkeit gegen bestimmte Reize erhöhen, und dass es vermuthlich die gleichen Nervenfibrillen sind, die hier die disparaten Empfindungen von Druck, Schmerz und Temperatur vermitteln, darin bewahrt auch noch das Tastorgan der höheren Thiere einen Theil jener functionellen Indifferenz, die auf den niedersten Stufen der Thierwelt diesem als dem allein vorhandenen Sinnesorgan zukam. Nach allem dem kann man zwar eventuell von einer Ausbildung gewisser specifischer Energien in einzelnen Sinnesnerven reden, insofern damit eben jene Veränderungen der molecularen Reizvorgänge bezeichnet werden sollen, die durch die Wechselwirkungen zwischen den Reizen und den Sinneselementen und dann weiterhin durch die Wirkungen dieser auf die Processe in den Nerven und Nervencentren entstehen. Von einem »Gesetz der specifischen Sinnesenergien« sollte man jedoch nicht reden, weil es ein Gesetz dieser Art, das heißt einen Satz, dem eine allgemeine Geltung und ein erklärender Werth für die einzelnen

Erscheinungen zugeschrieben werden könnte, überhaupt nicht gibt. Wohl aber führt, wenn man ihn im oben angedeuteten Sinne richtig begrenzt, der Begriff der specifischen Energie über sich selber hinaus, zu einem andern Princip, welches das, was in jenem Begriff einseitig und irreführend ist, beseitigt, um zu bewahren was er berechtigtes enthält: zu dem Princip der Anpassung der Sinneselemente an die Reize.

Historisch betrachtet ist die Lehre von den specifischen Sinnesenergien eine letzte, in der Physik längst vorbereitete, aber in der Physiologie erst vom Beginn des 19. Jahrhunderts an allmählich zum Durchbruch gelangte Anwendung des Princips der Abhängigkeit der Wahrnehmung von dem wahrnehmenden Subjecte[1]. In GALILEIS grundlegenden physikalischen Voraussetzungen schon deutlich ausgesprochen, hat es in LOCKES Lehre von den primären und secundären Qualitäten denjenigen Ausdruck gefunden, der im ganzen auch noch bei dem Princip der specifischen Energien maßgebend geblieben ist, indem man bei den letzteren vor allem die »secundären Qualitäten« LOCKES (Wärme, Licht, Schall u. s. w.) im Auge hatte, die von diesem Philosophen, gegenüber den primären, angeblich eine Uebereinstimmung mit dem Gegenstand einschließenden (Raum, Bewegung u. s. w.), als bloß subjective Wirkungen angesehen wurden. Auf die erste Aufstellung des Princips der specifischen Energien durch JOHANNES MÜLLER hat jedoch, wie seine Ausführungen deutlich erkennen lassen, zunächst und direct die KANTische Erkenntnisstheorie eingewirkt[2]. Indem MÜLLER bei der von ihm gegebenen Fassung des Princips durch dieses nichts anderes ausdrückte, als dass die verschiedenen Arten der Sinnesqualitäten auf unbekannten und vorläufig nicht weiter erklärbaren Eigenschaften der Nervenelemente beruhten, konnte dasselbe zu einer Zeit, wo man weder von der Entwicklungsgeschichte noch von der Structur der einzelnen Sinneswerkzeuge noch auch von den Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung eine nähere Kenntniss besaß, als ein vorläufiger Ausdruck des Wissens oder, richtiger ausgedrückt, des Nichtwissens über die ganze Frage gelten; um so mehr, da dieser Ausdruck auch die hinsichtlich der Einwirkung nicht adäquater Reize auf die Sinnesorgane damals bekannten Thatsachen umfasste. Wesentlich anders verhielt es sich in dieser Hinsicht von Anfang an mit der zweiten, HELMHOLTZ'schen Form des Princips, die zunächst aus einer Combination des MÜLLER'schen Satzes mit THOMAS YOUNGS Hypothese von drei, den drei Grundfarben entsprechenden Arten von Opticusfasern hervorging, und dann auch auf die übrigen Sinnesempfindungen, namentlich die Tonempfindungen, übertragen wurde[3]. Obgleich nun HELMHOLTZ unter dem Einflusse der mehr und mehr sich geltend machenden Anschauung, dass die Lichtempfindung ein photochemischer Process sei, die Hypothese für den Gesichtssinn später insofern modificirte, als er nunmehr den Retinaelementen eine gesonderte specifische Energie für eine einzelne Lichtqualität nicht mehr

[1] Vgl. über diese erkenntnisstheoretische Seite des Princips meine Einleitung in die Philosophie, S. 295 ff.

[2] J. MÜLLER, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns. 1826, S. 39. Handbuch der Physiologie. Bd. 2, 1840, S. 249 ff.

[3] HELMHOLTZ, Physiologische Optik[1]. 1867, S. 191, 292. Lehre von den Tonempfindungen. 1862, S. 222.

zuschrieb, sondern diese in drei den Grundfarben entsprechende Sehstoffe verlegte, die in den Sehzellen abgelagert seien, so hielt er doch an der Annahme fest, dass jeder dieser Sehstoffe mit einer besonderen Gattung von Nervenfasern in Verbindung stehe, so dass demzufolge auch im Gehirn die drei Grundfarben durch drei verschiedene Systeme von Nervenzellen repräsentirt seien[1]. An dieser Auffassung hat die Physiologie im ganzen, abgesehen von den durch die verschiedenen Farbentheorien (siehe Cap. X, 4) gebotenen Modificationen, für den Gesichtssinn bis zum heutigen Tag festgehalten. Für die andern Sinnesgebiete pflegt man jedoch neben den geforderten specifischen Elementen im Gehirn meist auch noch solche in den peripheren Sinnesorganen vorauszusetzen. Namentlich geschieht dies beim Hautsinnesorgan, wo die den Ergebnissen über die Verbreitung der sogenannten Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzpunkte gegebenen Deutungen jene Annahme wesentlich unterstützt haben. Dabei ist freilich nicht zu verkennen, dass das Princip der specifischen Energie selbst schon allen diesen Deutungen zu Grunde gelegt war, und dass ohne dasselbe die Resultate an sich, wie aus den oben dargelegten Thatsachen erhellt, keineswegs völlig eindeutiger Art waren[2]. Unter der Führung jenes Princips begann man nun aber nicht nur specifische Sinnesapparate in der Haut da zu postuliren, wo die Anatomie solche trotz der weit fortgeschrittenen mikroskopischen Technik entweder überhaupt nicht nachweisen konnte, oder wo, wie bei den Tastkörpern, Endkolben u. s. w., die morphologischen Verhältnisse die Deutung als mechanischer Hülfsapparate sehr viel wahrscheinlicher machten. Den geforderten Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzorganen wurden dann ohne weiteres auch specifische Nerven für diese verschiedenen Reizqualitäten beigesellt.

Schon bei Helmholtz geräth jedoch diese Ausdehnung des Princips auf die Einzelqualitäten eines jeden Sinnesgebiets in einen unauflöslichen Widerstreit mit der andern, ebenfalls in der neueren Physiologie zur Geltung gelangten Anschauung, nach der die Nerven relativ indifferente Leiter der durch sie übertragenen Vorgänge sein sollen, einer Anschauung, die zunächst in der Vergleichung mit Telegraphendrähten ihre Wurzel hat, dann aber in den übereinstimmenden chemischen und elektrischen Eigenschaften der Nerven eine Stütze fand. An sich steht nun freilich diese Lehre von der Gleichartigkeit der Nerven auf ebenso schwachen Füßen wie die ihr entgegengesetzte der specifischen Energie. Denn die Vergleichung mit Telegraphendrähten ist günstigsten Falls eine zweifelhafte Analogie; und von den chemischen Eigenschaften der Nerven wissen wir wenig, von den elektrischen nur so viel, dass sie mit dem Vorgang der Erregung direct wahrscheinlich nichts zu thun haben. Jedenfalls aber ist es einleuchtend, dass durch die Annahme, die Nerven seien indifferente Leiter, die andere, die specifischen Empfindungen entstünden aus den Verschiedenheiten der peripheren Sinneselemente, vollkommen hinfällig würde. Denn was soll es dem einzelnen Sinneselement oder dem einzelnen Sehstoff nützen, in seiner specifischen Qualität gereizt zu werden, wenn die Nervenleitung immer ein gleichartiger Vorgang ist, der Nerv also wiederum auf jede Erregung in der gleichen Weise reagirt? So blieb denn keine andere Wahl, als den specifischen Empfindungsprocess in das Centralorgan zu verlegen,

[1] Helmholtz, Physiologische Optik[2]. 1896, S. 349 f.
[2] Vgl. oben S. 402 und unten Cap. X, 1.

und dem peripheren Sinnesorgan nur eine gewisse elective Wirkung zuzugestehen, insofern von einem bestimmten Element oder beim Sehorgan von einem bestimmten Reizstoff aus jedesmal nur eine bestimmte Nervenfaser erregt werde, die dann aber erst in irgend einem centralen Element, in dem die specifische Qualität ihren eigentlichen Sitz habe, die Empfindung auslöse. Hiermit schien auch der allgemeinen Forderung genügt, dass die Hirnrinde der Sitz der bewussten Empfindungen sei. Nun hätte man sich bei dieser Auffassung vielleicht, nicht als einer Erklärung der Thatsachen, wohl aber als einem zusammenfassenden Ausdruck für die uns unbekannten Bedingungen der Empfindung, beruhigen und davon, dass Unterschiede der centralen Sinneszellen, die einer solchen Annahme zur Seite stehen, nicht nachgewiesen sind, absehen können, wenn nicht die entwicklungsgeschichtlichen Anschauungen, die doch auch in die Physiologie Eingang fanden, das Zugeständniss veranlasst hätten, dass die Ausbildung der specifischen Energien immerhin bis zu einem gewissen Grade auch ein Product der generellen Entwicklung sein müsse. Man nimmt also an, auf einer niedrigeren Stufe der letzteren könne ein Organismus nur unbestimmte Geräusche oder Unterschiede von Licht und Dunkel empfinden, und auf einer höheren bildeten sich dann erst in seinem Centralorgan die specifischen Elemente der Ton- und Farbenqualitäten aus. Will man nun aber dabei gleichzeitig noch an der Annahme festhalten, die Nerven seien nur indifferente Leiter zu den passenden Aufnahmestätten der Reize, so würde man offenbar zu der folgenden seltsamen Vorstellung gezwungen sein, die oben (S. 418 ff.) bereits in ihrer Anwendung auf die Apparate der Tonempfindung angedeutet worden ist: man müsste annehmen, in den centralen Elementen habe sich aus ursprünglich gleichförmigen Empfindungen irgend eine Mannigfaltigkeit derselben differenzirt; und zufällig seien gleichzeitig — denn ein innerer Zusammenhang würde ja wegen der vorausgesetzten Indifferenz der Nerven unmöglich sein — äußere Sinneselemente in entsprechender Weise differenzirt worden, und es habe sich endlich auch noch gefügt, dass die passenden centralen und peripheren Nervenendigungen zusammengeriethen. Um das letztere wahrscheinlicher zu machen, könnte man ja vielleicht annehmen, der Kampf ums Dasein habe auch hier den passenden gegenüber unendlich vielen unpassenden Verbindungen schließlich zum Sieg verholfen. Ich lasse dahingestellt, ob sich jemand zu dieser Hypothese bekennen will. Auf alle Fälle scheint es mir ausgemacht, dass man die Vorstellung von dem centralen Sitz der specifischen Energien und die andere von den Nerven als indifferenten Leitern nur deshalb für vereinbar hielt, weil man an die oben entwickelten Consequenzen überhaupt nicht dachte. Es bleibt also nur die andere Möglichkeit: man muss annehmen, dass die sogenannten specifischen Energien in den peripheren Sinneselementen oder, wie bei den mechanischen Sinnen, in den peripheren Hülfsapparaten der Nerven entstanden sind, und dass sie erst dann auf die centralen Elemente übertragen wurden. Dies kann aber wieder nur dadurch geschehen sein, dass die Nerven **nicht** absolut gleichartige Leiter sind, sondern dass sich zunächst die peripheren Sinneselemente gewissen äußeren Reizen, und dass sich dann den in den Sinneselementen entstandenen Vorgängen die Nervenprocesse, und endlich diesen auch die Eigenschaften der centralen Elemente angepasst haben. Sobald wir jedoch zu dieser Voraussetzung übergehen, ist das Princip der specifischen Energien als solches aufgegeben. In der specielleren Helmholtz'schen Fassung wird es

zu einer überflüssigen und unwahrscheinlichen Fiction: denn es ist durchaus nicht einzusehen, warum sich ein bestimmtes peripheres Sinneselement immer nur einer bestimmten Reizqualität angepasst haben sollte, und nicht eventuell auf mehrere, durch die wechselnden Reize ausgelöste Processe reagiren kann, wie das die Einrichtungen der meisten Sinnesorgane nahelegen. Hat so die Anpassung der peripheren Elemente einen größeren oder kleineren Spielraum je nach den besonderen Bedingungen der Reize, so ist aber naturgemäß das nämliche auch für die secundären Anpassungsvorgänge der Nerven und der centralen Elemente vorauszusetzen. In der älteren MÜLLER'schen Form bewahrt das Princip allerdings insofern eine gewisse Geltung, als es eine bestimmte Zuordnung der Sinnesgebiete zu bestimmten Reizformen und eine solche Einstellung der in den betreffenden Sinnesnerven stattfindenden Processe auf diese Reizformen ausdrückt, dass dieselben auch auf anderweitige Reize, sofern diese überhaupt wirksam werden, mit den gleichen Molecularvorgängen antworten können. Dabei ist aber diese Einstellung auf eine bestimmte Reizform keineswegs eine absolute, und namentlich die Nerven des allgemeinen Sinnesorgans, der äußeren Haut, vereinigen allem Anschein nach Reizformen, die wir nach ihrer Empfindungsqualität disparaten Systemen zurechnen. Durch alle diese nothwendigen Correcturen ist daher das Princip der specifischen Energien auch in dieser relativ berechtigteren MÜLLER'schen Fassung thatsächlich in das Princip der Anpassung der Sinneselemente an die Reize übergegangen.

Dass die Lehre von den specifischen Sinnesenergien trotz ihrer Unfähigkeit, irgend etwas wirklich zu erklären, und trotz ihrer Unvereinbarkeit mit den Grundgedanken der Entwicklungslehre in der heutigen Physiologie noch eine ziemlich unbestrittene Geltung behauptet, dürfte übrigens auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Erstens ist sie ein Dogma, das während der Jahrzehnte, in denen die Physiologie ihre neuere Blütheperiode erlebte, in Geltung war und von den angesehensten Autoritäten festgehalten wurde; und zweitens fasste es die nächsten Erscheinungen der Beziehungen zwischen Empfindung und Reiz so lange in einen kurzen Ausdruck zusammen, als man die Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane nach ihrer genetischen Seite noch nicht kannte oder von ihnen, da sie außerhalb des engeren Gebiets der menschlichen Physiologie liegen, abstrahiren zu können glaubte. JOHANNES MÜLLER, der keinem Autoritätsglauben huldigte, und der überall die menschliche durch die vergleichende Physiologie zu erleuchten bemüht war, würde darum, wenn er heute lebte, schwerlich ein Anhänger der Lehre von der specifischen Energie sein. Ist es aber auch aus den angedeuteten Gründen einigermaßen verständlich, dass diese Lehre vorläufig noch als ein bequemer Ausdruck für diejenigen Thatsachen angesehen wird, auf die der Physiologe in der Sinneslehre zunächst zu stoßen pflegt, so ist es freilich weniger begreiflich, wenn heute noch das »Gesetz der specifischen Energien« von Physiologen als eine unvergängliche Entdeckung von ungeheurem erklärendem Werthe für das gesammte organische Leben gepriesen wird[1]. Man mag vom Standpunkt der menschlichen Physiologie aus den Begriff der specifischen Energie als einen vorläufigen Hülfsbegriff ansehen, unter dem man Thatsachen zusammenfasst, die man noch nicht zu deuten versteht.

[1] Vgl. z. B. M. VERWORN, Allgemeine Physiologie[2]. 1901, S. 497.

Als »erklärendes« Princip steht derselbe genau auf gleicher Linie wie die berühmte Erklärung des Arztes in MOLIÈRES »Malade imaginaire«: »das Opium macht Schlaf, weil es eine virtus dormitiva hat«. Eben weil das sogenannte Gesetz der specifischen Energie eine Erklärung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung nicht ist, sondern eine solche vertagt, kann aber vor allem die physiologische Psychologie, zu deren eigensten Aufgaben die Untersuchung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung gehört, nicht bei demselben stehen bleiben, sondern sie muss, so weit es möglich ist, den Bedingungen der Differenzirung der Empfindungen und ihrer physiologischen Substrate nachzugehen suchen.

c. Princip der Anpassung der Sinneselemente an die Reize.

Die Entwicklungsgeschichte der Sinnesfunctionen sowie die Erscheinungen der functionellen Differenzirung, die uns die entwickelten Sinneswerkzeuge der höheren Thiere darbieten, führen gleicher Weise zu dem Schlusse, dass die Sinneselemente unter der Einwirkung der äußeren Sinnesreize ihre mannigfachen Modificationen der Structur und Function erfahren haben, und dass dem entsprechend auch der Reichthum der Empfindungen, über den das Bewusstsein des Menschen und der höheren Thiere verfügt, ein Product der Wechselwirkung zwischen den Sinneselementen und den äußeren Reizungsvorgängen ist. Zwei Thatsachen sind es vor allem, die diesen Schluss unterstützen: die eine besteht in dem Ursprung jener Differenzirung aus dem allgemeinen Sinnesorgan der äußeren Körperbedeckung; die zweite in der auch bei den höchsten Organismen immer noch bis zu einem gewissen Grad erhalten gebliebenen Bedeutung des Hautsinnesorgans als eines allgemeineren, disparate Qualitäten in sich vereinenden Sinnesapparats.

Diese Entwicklung der sämmtlichen Specialsinne aus dem Hautsinnesorgan wird durch die weitere Thatsache nicht in Frage gestellt, dass bei den Wirbelthieren zwei der Specialsinne, Geruch und Gesicht, unter wesentlicher Betheiligung bestimmter Gehirntheile entstehen. Denn nicht nur zeigen bei den niederen Wirbellosen auch diese Sinne die ähnliche Beziehung zum Integument wie die übrigen, sondern auch bei den Wirbelthieren findet jene directere Beziehung zu den Nervencentren ihre Grundlage doch schließlich darin, dass Integument und Nervencentren aus den gleichen Bestandtheilen der Keimanlage hervorgehen. In ganz besonderer Weise tritt aber der Charakter des Hautsinnes als eines allgemeinen Sinnes noch darin hervor, dass dieser auf den niedersten Stufen der animalischen Entwicklung der einzige überhaupt vorhandene Sinn ist, und dass er nicht bloß, so lange er als Universalsinn functionirt, sondern auch, nachdem sich die Specialsinne bereits von ihm gesondert haben, in einem gewissen Grade immer noch eine Reactionsfähigkeit auf die an solche Specialsinne

übergegangenen Reize bewahren kann, wie dies besonders das Beispiel der augenlosen niederen Thiere zeigt, die auf Lichtreize reagiren.

Die Entwicklung des Hautsinnesorgans zu den speciellen Sinneswerkzeugen geht nun allgemein in der Weise vor sich, dass sich an einzelnen Stellen des Körpers Modificationen des Hautorgans ausbilden, die entweder eine erhöhte Empfindlichkeit der Nervenenden für die allgemeinen Tastreize bewirken, oder besondere, specifischen Reizen sich anpassende Sinneselemente darstellen. Aus den Umwandlungen der ersten Art gehen jene von den niedersten bis zu den höchsten Stufen des Thierreichs verbreiteten Anhangsgebilde der Haut hervor, die in haar- und papillenförmigen Erhebungen oder im Inneren der Haut verborgenen nervenreichen Gebilden bestehen. Die Tastwerkzeuge der ersten dieser Formen haben ihr Prototyp in den Cilien der Protozoen, in den bei Wirbellosen weit verbreitet vorkommenden beweglichen Tastern, endlich in den Federn der Vögel und den Haaren der Säugethiere, welche die am höchsten differenzirten Formen solcher Hülfsgebilde sind. Die andere Form der Tastwerkzeuge, die im Innern des Integumentes sich ausbildet, wird durch jene mancherlei Endgebilde repräsentirt (Tastkörper, Endkolben, Tastzellen u. s. w.), die besonders im Integument von Organen auftreten, welche die Eigenschaften von Bewegungs- und Tastorganen in sich vereinigen, wie der Schnabel des Vogels, die Lippen, die Zehen und Finger u. s. w.

Allen diesen Einrichtungen, den über die Haut hervorragenden wie den in ihr verborgen bleibenden, ist es aber gemeinsam, dass sie von reichen Fibrillennetzen sensibler Nerven umgeben sind, oder dass sich solche in ihrem Innern verzweigen, während sie selbst nicht nervöser Natur sind. Neben diesen Umbildungen epithelialer und bindegewebiger Bestandtheile, die eine Steigerung der Empfindlichkeit für den allgemeinsten und verbreitetsten Sinnesreiz, die äussere Druckberührung, an besonderen, functionell bevorzugten Stellen bewirken, gewinnt dann außerdem in dem Maße, als das Integument feiner organisirt und gefäßreicher wird, und als gleichzeitig die den Temperaturschwankungen entgegenwirkenden Schutzhüllen hinwegfallen, besonders also in der Reihe der sogenannten warmblütigen Thiere und im äußersten Grade beim Menschen, die Haut die Bedeutung eines sehr empfindlichen T e m p e r a t u r o r g a n s, das Kälte und Wärme mit Empfindungen von entgegengesetzter Qualität beantwortet. Abgesehen von der Unmöglichkeit, specifische Temperaturorgane nachzuweisen, spricht theils das Contrastverhältniss, in welchem die Empfindungen der Wärme und Kälte zu einander stehen, theils der enge functionelle Zusammenhang mit den Vorgängen der Blutvertheilung und der Blutgefäßinnervation dafür, dass auch diese Empfin-

dungen auf unmittelbaren Veränderungen der Nervensubstanz beruhen, die aber in diesem Fall vielleicht erst indirect, durch die plötzlich gesteigerte oder verminderte Blutzufuhr zu den Nervenenden, zu stande kommen. Die verfeinerten Verhältnisse der Gefäßinnervation in der Haut der Warmblüter und die mit diesen zusammenhängenden lebhafteren Temperaturempfindungen sind auf diese Weise gewissermaßen innere Schutzeinrichtungen gegenüber den Temperatureinflüssen der Umgebung, die sich mit dem Hinwegfallen der entsprechenden äußeren Einrichtungen zur Temperaturausgleichung und zugleich im Zusammenhang mit der allgemeinen Steigerung der chemischen Lebensprocesse, namentlich derer, die an die Functionen des Nervensystems gebunden sind, entwickeln.

Gleichzeitig mit dieser dem Hautsinnesorgan als solchem zugehörenden Vervollkommnung der reizaufnehmenden Apparate erfährt nun dieses eine zweite Reihe eigenthümlicher Veränderungen, die von vornherein die Anlage zur Bildung besonderer, von dem Integument sich abzweigender Sinnesorgane in sich tragen. Das sind solche Umwandlungen der Körperbedeckung, die zur Bildung unter ihr liegender, ursprünglich auf ihrer Innenfläche einfach von einer Fortsetzung der Haut ausgekleideter Hohlräume führen, die entweder allseitig abgeschlossen sind oder nur durch enge Oeffnungen mit der Außenwelt communiciren. Indem auch diese Gebilde zu den cilien- oder haarführenden Theilen des Integumentes gehören, werden sie, ähnlich den nach außen gekehrten Gebieten der Tastfläche, die mit solchen ausgerüstet sind, zu Organen von gesteigerter Tastempfindlichkeit. Die Reize, die hier durch die Druckempfindungen ausgelöst werden, gehen aber nicht mehr direct von mechanischen Bewegungen im umgebenden Medium, sondern von den Druckschwankungen aus, die in der in der Cyste enthaltenen Flüssigkeit durch die Bewegungen des eigenen Körpers der Thiere sowie durch die passiven Lageänderungen desselben entstehen. In der Regel wird dann die Empfindlichkeit für diese sehr schwachen inneren Druckreize noch dadurch gesteigert, dass sich in jenen Hohlräumen kleine krystallinische Concremente, die sogenannten Otolithen, ablagern, durch welche die leisen Druckschwankungen der Cystenflüssigkeit in gröbere mechanische Einwirkungen umgewandelt werden. Damit sind aus dem Tastorgan diejenigen inneren Organe hervorgegangen, die wir oben unter dem Gesammtnamen der tonischen Sinnesorgane zusammenfassten. Dass sie innere Umbildungen, gewissermaßen innere Provinzen des Tastorgans von gesteigerter und den inneren Reizen, die auf sie wirken, angepasster Empfindlichkeit sind, ergibt sich aus ihrer Entwicklung. Dass sie auch in ihrer Functionsweise und demnach in der Qualität ihrer Empfindungen den Druckempfindungen am nächsten verwandt sind, macht ebenso die physiologische Aehnlichkeit

der mechanischen Reizeinwirkung wie die subjective Beobachtung der Empfindungen wahrscheinlich, die das beim Menschen im Innern des Kopfes gelegene tonische Organ vermittelt; wie denn auch hierauf gerade beim Menschen und bei den höheren Thieren die festen, zu stellvertretender Function befähigenden associativen Verschmelzungen hinweisen,[1] die diese tonischen Empfindungen mit den äußeren Tastempfindungen eingehen, welche die Stellungen und Bewegungen des Körpers begleiten. Das tonische Organ ist aber endlich wiederum, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, die Grundlage für die Bildung der Gehörapparate der Thiere, wobei ganz allgemein zunächst wohl solche tonische Organe, die durch ihre Lage zur Aufnahme oscillatorischer Erschütterungen der äußeren Medien besonders geeignet sind, gleichzeitig die Function von tonischen Organen und von Hörapparaten übernehmen. Die weitere Differenzirung solcher Organe von gemischter Function tritt wohl erst unter der Wirkung aller der Einflüsse hervor, welche die feinere Unterscheidung der Gehörsempfindungen bedingen. Mit den besonderen Einrichtungen für die Auffassung verschiedener Töne ist so die Scheidung des Hörapparates und des tonischen Sinnesorganes, wie sie bei den höheren Wirbelthieren eingetreten ist, nothwendig gegeben. Aber die Spuren jenes einheitlichen Ursprungs sind in dem bleibenden äußeren Zusammenhang beider Organe noch deutlich erhalten geblieben. Mit dieser weiteren Differenzirung haben sich nun naturgemäß auch die entsprechenden Empfindungen mehr und mehr differenzirt. So weit aber in dem Bewusstsein des Menschen die Qualität eines reinen musikalischen Klangs von der einer Druckempfindung auf die äußere Haut entfernt sein mag, so werden wir doch nach diesen Zeugnissen der Geschichte der Sinnesentwicklung es als wahrscheinlich annehmen müssen, dass bei den Geräuschempfindungen mancher niederen Thiere die Kluft eine minder bedeutende sei, und dass insbesondere die tonischen Empfindungen und die Schallempfindungen, so lange sie noch durch die gleichen anatomischen Substrate vermittelt werden, auch in ihrer qualitativen Beschaffenheit einander näher stehen. Auf diese Weise gewinnt der Begriff der **mechanischen Sinne** schließlich einen weiteren wesentlichen Theil seines Inhalts, indem zu den früher hervorgehobenen beiden Merkmalen, dass äußere mechanische Reize als solche auf die Sinnesorgane einwirken, und dass wahrscheinlich überall die Nervenfibrillen selbst die Empfänger der mechanischen Erregung sind, noch als **drittes** Merkmal dieses hinzutritt, dass **die Qualitäten der mechanischen Sinne wahrscheinlich sämmtlich durch allmähliche Differenzirung aus der Qualität der einfachen Druckempfindungen hervorgegangen sind.**

Von dieser ersten, in verhältnissmäßig deutlichen Spuren von den

Protozoen und Cölenteraten bis zum Menschen herauf führenden Entwicklung der mechanischen Sinne scheidet sich nun eine zweite, die zwar ebenfalls von dem allgemeinen Sinn und seinem Organ, der äußeren Körperbedeckung, ausgeht, dabei aber doch in diesem schon verschiedene Ausgangspunkte wahrscheinlich macht. Schon auf das Hautsinnesorgan solcher Thiere, die specielle Sinne noch nicht entwickelt haben, wirken, wie wir sahen, bestimmte chemische Reize in einer Weise, die auf irgend welche chemische Empfindungen oder, in der Terminologie der differenzirten Sinne gesprochen, auf Geruchs- und Geschmacksempfindungen hinweisen. Daneben reagiren aber solche Thiere auch ohne den Besitz besonderer Sehorgane, also wiederum in Folge von Empfindungen, die durch das Hautsinnesorgan vermittelt werden, auf Licht. Nun ist von vornherein nicht anzunehmen, dass diese Empfindungen irgendwie den eigentlichen chemischen Empfindungen ähnlich seien, wenn sie ihnen auch dadurch verwandt sein mögen, dass sie gleichfalls durch chemische Wirkungen zu stande kommen. Für letzteres spricht die Thatsache, dass die Temperaturwirkungen des Lichtes sich ausschließen lassen, ohne dass solche auf Empfindungen hinweisende Lichtreactionen darum aufhören. Da das lebende Protoplasma allgemein ebensowohl auf directe chemische wie auf photochemische Reize mit Bewegungen antwortet, so ist es nach allem dem wahrscheinlich, dass auch das primitive Hautsinnesorgan diesen beiderlei Reizen zugänglich ist und auf die photochemischen Reize vermuthlich mit Empfindungen von Licht und Dunkel, auf die directen chemischen Reize aber in uns unbekannten Qualitäten antwortet, bei denen eine gewisse Aehnlichkeit mit den Geruchs- und Geschmacksempfindungen der höheren Thiere nur darin hervortritt, dass sich die Reactionen sehr deutlich zwischen entgegengesetzten Symptomen bewegen, indem besonders die chemischen Reize entweder aufgesucht oder geflohen werden[1]. Morphologisch scheiden sich ferner bei allen zusammengesetzten Thieren diese chemischen Reizwirkungen von denen der mechanischen Sinne von frühe an dadurch, dass sie an bestimmte Stellen des Oberhautgewebes gebunden sind, die sich vor andern, neben ihnen liegenden, den »Stützzellen«, durch ihre Verbindung mit Nervenfibrillen auszeichnen, wobei diese letzteren entweder in die Sinneszellen selbst eindringen oder in einem dichten Netz ihre Basis umspinnen. So sind also die chemischen Sinne von vornherein dadurch charakterisirt, dass die Erregung der Sinnesnerven bei ihnen eine indirecte, durch Zellen vermittelte ist. Für die weitere Differenzirung besitzen wir dann aber bei den eigentlichen chemischen Sinnen nur dürftige

[1] Vgl. über die photochemischen und chemotaktischen Bewegungen niederster Organismen oben S. 368f.

Anhaltspunkte in der Gestaltung der Hülfsapparate, mit denen sich die Sinneszellen umgeben, daher denn auch hier die Unterscheidung der beiden Sinnesgebiete, des Geruchs- und Geschmackssinnes, im allgemeinen erst bei den Wirbelthieren an der Hand der morphologischen Differenzirung und der wesentlich abweichenden Beziehungen zum centralen Nervensystem mit Sicherheit durchzuführen ist. Dagegen tritt uns bei den photochemischen Sinnesreactionen von Anfang an ihre Beziehung zu Pigmentbildungen und zu phototropischen Bewegungen der Pigmente als ein charakteristisches Merkmal entgegen. Dabei spricht theils die Entwicklung dieser Sinnesorgane ,theils die Thatsache der Lichtreactionen augenloser Thiere entschieden dafür, dass hier nicht etwa die Pigmentbildung das frühere, die Lichtempfindung das spätere sei, sondern dass die Pigmentbildungen nur vollkommenere photochemische Einwirkungen vermitteln, dass sie also Hülfsvorrichtungen darstellen, zu deren Entstehung doch schon die vorherige Existenz der Function vorauszusetzen ist. Das Aehnliche wird dann aber auch bei jenen Differenzirungen anzunehmen sein, welche die Riech- und Schmeckzellen auf den vollkommeneren Stufen der Organisation erfahren. Auch hier bildet wahrscheinlich die allgemeine chemische Reaction des Integumentes den Ausgangspunkt, an den sich die speciellere Ausbildung einzelner Oberhautzellen zu besonderen chemischen Sinneszellen angeschlossen hat.

Hiernach lässt sich, wenn man von den mannigfachen, stetig in einander übergehenden Zwischenstadien absieht, die gesammte Sinnesentwicklung in drei Hauptperioden sondern, die wesentlich durch das verschiedene Verhältniss der specielleren Sinnesgebiete zu dem Hautsinnesorgan charakterisirt sind. Auf der ersten Stufe ist dieses letztere allein vorhanden: die Körperbedeckung ist Gesammtsinnesorgan. Auf einer zweiten Stufe scheiden sich von ihm innere Tastorgane, die tonischen Organe, und besondere Aufnahmegebilde für directe chemische Reize sowie andere, welche die Träger lichtempfindlicher Substanzen sind. Von diesen speciellen Sinnesorganen functioniren aber zunächst nur die lichtempfindlichen Theile als Einzelsinne, die übrigen besitzen anfänglich noch den Charakter mehrseitiger Sinne: das tonische Organ vereinigt wahrscheinlich frühe schon die Eigenschaften von Gehör und tonischem Sinn; Geruchs- und Geschmackssinn erscheinen noch nicht geschieden. Indessen wird der Gesammtsinn, indem er allmählich die Reactionsfähigkeit auf die an specielle Organe übergegangenen Reize einbüßt, selbst aus einem allseitigen zu einem mehrseitigen Organ, welches nur noch Schmerz-, Druck- und Temperaturempfindungen auch fernerhin bewahrt. Endlich auf der dritten Stufe verwandeln sich, abgesehen vom Hautsinn, die bis dahin mehrseitigen Sinne in Einzelsinne: der Geruch scheidet sich vom Ge-

schmack, zuletzt auch das Gehör von dem tonischen Sinn. Wählen wir an Stelle der obigen Ausdrücke die der **pantotropen**, **polytropen** und **monotropen** Sinnesorgane, so lässt sich daher die gesammte Sinnesentwicklung in den Satz zusammenfassen: der pantotrope Sinnesapparat differenzirt sich in polytrope, und von diesen differenziren sich diejenigen, die aus jenem ersten hervorgegangen sind, wieder in monotrope Organe, so dass beim Schluss der Entwicklung nur das allgemeine Sinnesorgan selbst, als das allein polytrop gebliebene, einer Reihe monotroper Sinnesorgane gegenüber steht. Von diesen aber hat sich allem Anscheine nach nur der Gesichtssinn von Anfang an als ein monotroper Sinn abgesondert, während tonischer Sinn und Gehör auf der einen, Geruch und Geschmack auf der andern Seite noch während einer längeren Zeit als zweiseitige Sinne vereinigt bleiben. Demnach lassen sich diese genetischen Beziehungen in dem folgenden Schema zusammenfassen:



d. Allgemeine Ursachen der Sinnesentwicklung.

Naturgemäß erhebt sich nun schließlich die Frage nach den Ursachen, welche diese Scheidung der Sinnesgebiete und damit die größer und größer werdende Mannigfaltigkeit der Empfindungssysteme bewirkt haben, eine Vervollkommnung, der sich selbst die nicht mangelnden regressiven Entwicklungen zum Theil als wesentliche Bestandtheile unterordnen. Eine ins Einzelne gehende Antwort auf diese Frage ist selbstverständlich nicht zu geben. Theils sind die Verhältnisse zu verwickelt, um sie auf ihre Bedingungen zurückführen zu können, theils können diese Bedingungen sogar dann, wenn sie ähnliche Wirkungen hervorbringen, von abweichender Art sein. Der allgemeine Ausdruck »Anpassung« fasst daher nur eine Fülle von Erscheinungen unter einem übereinstimmenden Namen zusammen, bei dem bloß der Enderfolg einer Reihe verwickelter und zum Theil weit von einander abweichender Vorgänge berücksichtigt ist. Immerhin werden **zwei** Voraussetzungen als wesentlich für jeden derartigen Vorgang von vornherein gemacht werden dürfen. Erstens werden die Erzeugnisse der Anpassung nie als Zufallsproducte oder, was damit wesentlich identisch wäre, als Wirkungen von Ursachen angesehen werden dürfen, die erst unter dem Einfluss einer aller Wahrscheinlichkeit widerstreitenden Häufung von Umständen den Erfolg herbeiführen könnten. Zweitens wird Anpassung ihrem Begriff nach stets das Resultat **zweier** Factoren sein, von

denen bald der eine bald der andere im Uebergewicht sein mag, von denen aber keiner jemals ganz zu entbehren ist: erstens einer Einwirkung äußerer, dem umgebenden Medium angehörender, und zweitens einer Mitwirkung innerer, von dem sich verändernden Lebewesen selbst ausgehender Bedingungen. Gegen beide Forderungen verstößt die von DARWIN gegebene Ableitung aus dem »Kampfe ums Dasein«, sobald dieser Kampf als eine bloße, durch die Gunst oder Ungunst der äußeren Daseinsbedingungen erfolgende »Auslese des Passendsten« angesehen wird. Denn dieses Moment wird immer nur die generelle Verbreitung der durch directe Wechselwirkung mit der Umgebung vermittelten Abänderungen unterstützen; sie würde dieselben aber nur unter der Voraussetzung einer Anhäufung zufälliger Nebeneinflüsse, die aller Wahrscheinlichkeit widerstreitet, direct herbeiführen können. Ein augenfälliges Beispiel hierfür bieten die sogenannten Schutzfärbungen der Thiere. Die grüne Farbe auf Blättern lebender Raupen kann sich möglicher Weise durch Vererbung befestigt haben, weil die anders gefärbten häufiger ihren Feinden erlagen. Aber anzunehmen, dass auf diese Weise die grüne Farbe entstanden sei, das würde immer noch die Entstehung irgend welcher Färbungen, und darunter namentlich auch der grünen, als ein nicht weiter zu erklärendes Factum voraussetzen. Die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme verschwindet nun sofort, wenn man eine directe Einwirkung der Umgebung auf die Färbungen der Thiere annimmt: dann sinkt aber auch jenes Moment des Schutzes ohne weiteres zu einer bloßen Nebenbedingung herab, die nicht die Entstehung der Schutzfärbung selbst erklärt, sondern nur über die Verbreitung und Erhaltung der mit ihr versehenen Species einigermaßen Rechenschaft gibt.

Wenden wir diese Gesichtspunkte auf das Problem der Differenzirung der Sinneswerkzeuge durch Anpassung an die verschiedenen Formen der äußeren Reize an, so bildet hierbei naturgemäß die den ursprünglichen Lebenseigenschaften des Protoplasmas entstammende Reizempfänglichkeit des Hautsinnesorgans den nicht weiter abzuleitenden Ausgangspunkt der Entwicklung. Das Problem selbst wird darum hier durch die ursprünglichen Eigenschaften dieses Organs als eines Gesammtsinnesorgans von vornherein dahin näher bestimmt, dass seine Lösung nicht etwa in der Voraussetzung der plötzlichen Entstehung völlig neuer Formen der Reizbarkeit, sondern immer nur in der Abänderung der jenem Organ ursprünglich eigenen durch neu eintretende Wechselwirkungen mit der Umgebung bestehen kann. Unter den beiden Factoren dieser Wechselwirkung wird dann naturgemäß der äußere nur darin liegen können, dass der Reiz in dem Hautsinnesorgan bez. in einzelnen ihm besonders ausgesetzten Theilen desselben Veränderungen bewirkt, die diese Theile für

den Reiz empfänglicher machen. Dazu ist die Möglichkeit eben dadurch gegeben, dass das Hautsinnesorgan von Anfang an für alle Reizformen, auch für diejenigen, für die es später die Reizbarkeit einbüßt, empfindlich ist, sofern nur die Reize mit hinreichender Stärke einwirken. Die Anpassung des allgemeinen Sinnesorgans an specifische Sinnesreize besteht daher niemals in einer Erwerbung nicht da gewesener, sondern immer nur in einer auf begünstigte Stellen beschränkten Steigerung vorhandener Eigenschaften, wodurch solche Stellen theils überhaupt die betreffenden specifischen Reize bei viel geringerer Reizstärke aufnehmen, theils aber ihren feineren Unterschieden und Abstufungen folgen, so dass dabei zugleich die einzelnen Empfindungssysteme fortschreitend mannigfaltiger werden. So werden z. B. chemische Einwirkungen in den für sie besonders günstig gelegenen Oberhautzellen im Eingang des Nahrungscanals chemische Veränderungen bewirken, durch die sie empfindlicher auf die chemischen Reize reagiren; das Licht wird in gewissen ihm besonders ausgesetzten Körperstellen die Ablagerung von Pigmenten verursachen, die stark lichtempfindlich sind, u. s. w. Als leitendes Princip für die differenzirende Wirkung der äußeren Reize lässt sich daher dieses aufstellen: jede Reizbewegung strebt in den vorzugsweise von ihr getroffenen Elementen des Gesammtsinnesorgans Veränderungen hervorzubringen, die der Reizbewegung selbst conform sind und dadurch die Empfindlichkeit für den Reiz steigern. So wird die Tastempfindlichkeit gesteigert, indem die Druckreize Veränderungen des Gewebes erzeugen, welche die Nervenenden den Druckreizen zugänglicher machen. So werden die Sinneszellen des Geruchs- und Geschmackssinns für bestimmte, durch die Lebensbedingungen häufig einwirkende Reize empfindlicher, indem durch die einwirkenden chemischen Stoffe die Zelleninhalte selbst in chemisch wirksame Substanzen umgewandelt werden, u. s. w. Sind wir auch nicht im stande, diese Veränderungen der Sinneselemente durch die Reize in jedem einzelnen Fall nachzuweisen, so bieten sich doch gerade bei den höheren Sinnen gewisse physikalische Analogien, die diese Umwandlung der Organe in Apparate von zunehmender Reizempfindlichkeit mindestens als die wahrscheinlichste, ja unter der Voraussetzung des Entwicklungsprincips eigentlich als die allein mögliche Hypothese erscheinen lassen.

So haben sich unter dem mechanischen Einfluss der Körperbewegungen zunächst, wie wir annehmen können, Vertiefungen des Integumentes gebildet, die der Erhaltung des Gleichgewichtes bei den Bewegungen günstig sind und bei den Wasserthieren überdies den Bedürfnissen des Aufenthalts in verschiedener Tiefe entsprechen. Diese Hohlräume sind zunächst nach einem Princip der Ausbildung thierischer Bewegungen

entstanden, welches dem obigen Princip der Reizeinwirkung analog ist: jede Bewegung differenzirt ihre Werkzeuge nach rein mechanischen Gesetzen im Sinne der vollkommeneren Ausführung der Bewegung. Wie unsere Muskeln durch den Gebrauch sich stärken, die Sehnen elastischer werden, die Gelenkenden sich abschleifen, so bilden und accommodiren sich auf einer früheren Stufe der Entwicklung die dem Körpergleichgewicht dienenden Höhlenbildungen des Integumentes unter der unmittelbaren Wirkung der Bewegungen selbst. Damit werden aber zugleich die inneren Oberflächen dieser Höhlen empfindlich für die Druckschwankungen der in ihnen enthaltenen Flüssigkeit: so werden die mechanischen Gleichgewichtsorgane zu tonischen Sinnesorganen. Hierdurch sind nun weiterhin die Bedingungen zur Aufnahme einer Gattung äußerer Sinnesreize gegeben, die bis dahin nicht oder doch nur bei ungewöhnlicher Stärke dem Tastorgan zugänglich waren: die tonischen Organe werden außer für die Bewegungen des eigenen Körpers auch für äußere Schallschwingungen empfindlich. Indem sodann aus dem unregelmäßigen Gewirr dieser Schwingungen solche mit regelmäßiger Periode, die vermöge bestimmter Lebensbedingungen in besonderer Häufigkeit auf das Organ einwirken, sich aussondern, werden die als Hülfsgebilde des tonischen Sinnes zu stäbchenförmigen oder cilientragenden Elementen umgestalteten Oberhautzellen durch die Einwirkung der Tonschwingungen im selben Sinne verändert, in welchem wir auch künstlich einen schwingungsfähigen Körper durch fortgesetzte Einwirkung von Schallschwingungen einer gewissen Periode zum Mitschwingen bringen können, indem sich da, wo die Dimensionen desselben einigermaßen veränderlich sind, die zum Mitschwingen günstigste Dimension durch partielle Elasticitätsänderungen des Gewebes herstellt. Sobald einmal auf diese Weise der Anfang zur Bildung von Sinneselementen gemacht war, deren Leistungen außerhalb des Functionsbereichs der tonischen Organe, aus denen sie hervorgegangen, lagen, so waren damit aber auch schon von physikalischer Seite her die Bedingungen für jene weitere Differenzirung gegeben, die in der Sonderung der tonischen Sinnesorgane und der Hörorgane bestand, und in Folge deren nun erst für die letzteren sich ein weiterer Spielraum der Vervollkommnung eröffnete.

Nicht minder augenfällig sind die physikalischen Analogien, die sich der Herleitung specifischer Organe der Lichtempfindung aus der Wirksamkeit der äußeren Lichtreize zur Verfügung stellen. Hier liefert jene photochemische Wirkung des Lichtes auf gewisse Substanzen, wie sie bei der Farbenphotographie zur Anwendung kommt, schon außerhalb der organischen Natur eine Bestätigung des Satzes, dass allgemein Lichteinwirkungen auf lichtempfindliche Substanzen in den letzteren Veränderungen hervor-

bringen können, die der Art der Lichterregung entsprechen. Strahlen einer bestimmten Farbe werden hier von der Substanz absorbirt und erzeugen durch die chemische Zersetzung derselben einen dem einwirkenden Lichte entsprechenden Farbstoff. Freilich sind solche färbende Wirkungen gerade bei den Gebilden, die aller Wahrscheinlichkeit nach die Ausgangsorte der Farbenempfindungen sind, bei den Innengliedern der Zapfen und Stäbchen, bis jetzt nicht nachgewiesen. Aber wenn man bedenkt, dass, wie die Entdeckung des Sehpurpurs gezeigt hat, Farbenwandlungen organischer Substanzen uns sehr wohl entgehen können, weil sie vergänglich sind, so wird man in der anscheinend permanenten Farblosigkeit der Innenglieder kein entscheidendes Zeugniss gegen die Anwendung des Princips der Farbenphotographie durch Erzeugung von Körperfarben auf den Sehvorgang erblicken dürfen. Würden doch die directen Farbenwirkungen die Dauer eines positiven, die indirecten die eines complementären Nachbildes nicht übertreffen können. Das sind aber Zeiten, die der zur Bleichung des Sehpurpurs erforderlichen wohl noch lange nicht gleichkommen[1]. Auf der andern Seite machen es Erscheinungen, die in das Gebiet der oben erwähnten »schützenden Färbungen« hineinreichen, in hohem Grade wahrscheinlich, dass zu solchen photochemisch empfindlichen und selbst hinwiederum photochemisch wirksam werdenden Substanzen namentlich auch organische Stoffe des pflanzlichen und thierischen Körpers, und bei dem letzteren wieder in besonderem Maße die gefärbten Theile des Integumentes gehören. Wie die Pflanze im Dunkeln kein Chlorophyll bildet, so haben sich zahlreiche im Dunkeln lebende Thiere entfärbt[2]. Noch bestimmter zeigt sich aber dieser Einfluss des äußeren Lichtes darin, dass bei vielen Thieren die Färbung selbst mit der Belichtung sich ändern kann. Manche dieser Veränderungen sind freilich complicirterer Art und beruhen, wie die Farbenänderungen des Chamäleons und anderer Reptilien und Amphibien, auf einer durch die Lichtreizung bewirkten Innervation der den Farbstoff führenden Zellen, daher diese Thiere, im Gegensatz zu den directen chromatogenen Wirkungen, im Lichte bleichen und im Dunkeln wieder gefärbt werden. Gerade in den Fällen aber, wo die Färbungen in Uebereinstimmung mit den einwirkenden Lichtstrahlen erfolgen, handelt es sich offenbar um Erscheinungen, bei denen, gemäß dem oben ausgesprochenen allgemeinen Princip, das Licht photochemische Wirkungen hervorbringt, durch welche die von ihm getroffenen Elemente

---

[1] Immerhin dürfte damit der Weg zur experimentellen Nachweisung der vermutheten objectiven Farbenwirkungen angedeutet sein: man müsste ein Thier längere Zeit in monochromatischer Beleuchtung zubringen lassen, und dann nach der Tödtung desselben die Netzhaut bei der gleichen Beleuchtung untersuchen.

[2] EIMER, Die Entstehung der Arten. Bd. 1, 1888, S. 93 ff.

selbst photochemisch wirksam werden. Einen sprechenden Beleg hierzu bilden jene »Schutzfärbungen«, bei denen dieser Name zwar den Effect, den die eingetretene Färbung haben kann, zutreffend bezeichnet, nicht aber die eigentliche Ursache, die vielmehr aller Wahrscheinlichkeit nach darin liegt, dass das Licht gewisse von ihm getroffene Substanzen färbt oder in ihren bereits vorhandenen Färbungen verändert. Vor allem gehören hierher die Färbungen von Raupen und von Schmetterlingspuppen, bei denen die Thatsache, dass sie, ganz unabhängig von irgend welchen Bedingungen des »Kampfes ums Dasein«, in hohem Grade geneigt sind, die Farbe ihrer Umgebung anzunehmen, zuerst von WOOD beobachtet und dann von E. B. POULTON in zahlreichen sorgfältigen Versuchen bestätigt worden ist[1]. Aus diesen Thatsachen ergibt sich zunächst, dass dem Protoplasma lebender Zellen, darunter namentlich auch dem der äußeren Körperbedeckung der Thiere, weit verbreitet und ursprünglich wohl allgemein in schwachem Grade die Eigenschaft zukommt, unter der Einwirkung von Licht chromatogene Substanzen zu entwickeln, die dem einwirkenden Licht ähnliche Strahlen aussenden. Weiterhin weist dann aber der constante Zusammenhang, in welchem auf allen Stufen des Thierreichs die Ablagerung von Pigmenten und das Auftreten von Sehorganen zu einander stehen, sowie die Wirkungen, die das Licht theils auf die Färbungen dieser Sehpigmente, theils auf die Bewegungen derselben ausübt, direct darauf hin, dass die specifische Umwandlung bestimmter Theile des Integuments in Sehzellen ein Vorgang ist, der selbst zu diesen Erzeugungen photochemischer Substanzen durch die Wirkung des Lichtes gehört. Gerade bei den niedersten Thieren, bei denen die Sehorgane aus einfachen von Pigment umgebenen Becherzellen bestehen, scheint ohnehin nicht selten die Lage dieser Gebilde den unmittelbaren Einfluss der Lichtbestrahlung auf ihre Entstehung anzudeuten, indem sich an den vorzugsweise dem Licht exponirten Theilen der Körperbedeckung einzelne Zellen mit Pigmentscheiden umhüllen und so den Charakter von Sehzellen gewinnen[2].

Diesen objectiven Einflüssen, durch die sich die Organisation des Gesammtsinnesorgans unter der mechanischen oder chemischen Wirkung der äußeren Reize nach dem im einzelnen mannigfach variirenden, im

---

[1] E. B. POULTON, Phil. Transact. Vol. 178, 1887, p. 312. Vgl. dazu auch die Bemerkungen von O. WIENER über die Beziehungen dieser Erscheinungen zur Farbenphotographie mittelst Körperfarben, WIEDEMANNS Annalen, Bd. 55, 1895, S. 268.

[2] Charakteristisch ist in dieser Beziehung die Lage der Augen bei den Turbellarien sowie bei Amphioxus lanceolatus, bei welchem die einfachen Becheraugen asymmetrisch, zugleich aber so gelagert sind, dass sich die Oeffnungen der Becher dem einfallenden Lichte zuwenden. Diese Lage kann wohl gleichzeitig physikalisch als eine phototropische Wirkung und teleologisch als eine Anpassung des Organs an seine Leistung aufgefasst werden. Vgl. HESSE, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 63, 1868, Taf. XXIV, Fig. 3.)

ganzen aber übereinstimmenden Gesetze der Steigerung der Reizempfänglichkeit für die Reize differenzirt, entsprechen aber zugleich subjective Reactionen, die jenen in gleichem Sinne entgegenkommen. Sie sind es, die, wie wir wohl annehmen dürfen, ganz besonders bei der Auslese der für die Entwicklung der specifischen Organe günstigsten Körperstellen wirksam sind. In erster Linie steht hier jene dem lebenden Protoplasma wahrscheinlich allgemein zukommende, und dann in den Reizungserscheinungen der Nerven- und Sinneselemente besonders sich ausprägende Steigerung der Reizbarkeit durch die Reize, die uns früher als das Elementarphänomen der Uebungsvorgänge begegnet ist[1]. Dies verbindet sich nun mit dem noch ursprünglicheren psychophysischen Elementarphänomen der Bewegungsreaction auf Reize, deren einfachstes mechanisches Schema in der Reflexerregung vorliegt, die aber gerade auf den niedrigsten Stufen der Thierwelt ihren wesentlichen Charakter dadurch empfängt, dass sie nicht bloß eine mechanische Reaction ist, sondern als solche nur unter dem Einflusse besonderer Uebungsbedingungen zurückbleibt, während sie ursprünglich überall und für die wichtigsten Functionsgebiete bleibend einen psychophysischen Charakter bewahrt. Denn die Reizwirkung auf die centralen Elemente wird hier sichtlich von Empfindungen und Gefühlen begleitet, die der ausgelösten Bewegung die Eigenschaften einer einfachen, triebhaften Willenshandlung verleihen. Darum können wir das Hauptmoment jenes subjectiven Factors speciell bei den Anpassungsvorgängen im Gebiet der Sinnesentwicklung dahin zusammenfassen, dass die Reize, mit ihrer directen, in den physikalisch-chemischen Eigenschaften der lebenden Substanz begründeten, anpassenden Wirkung auf die Sinneselemente, in den empfindenden Lebewesen zugleich Triebe und mit diesen Trieben verbundene Bewegungsreactionen auslösen, die einerseits mechanische Erfolge der Wechselwirkungen zwischen Reiz und erregbarer Substanz, anderseits zweckmäßige Handlungen sind. Als solche erscheinen sie uns aber deshalb, weil durch ihre einmalige Ausführung die dem Organismus adäquate Wirkung des Reizes gefördert, und durch ihre Wiederholung gemäß dem Princip der Uebung die Leistung der an der Function betheiligten organischen Substrate vervollkommnet wird.

Nun kann freilich nicht davon die Rede sein, diese Reactionserfolge auf jenen Stufen der Entwicklung, denen die Differenzirung der Sinneswerkzeuge angehört, direct zu verfolgen. Vielmehr können auch hier nur die analogen Wirkungen im kleinen aufgezeigt werden, die noch bei den entwickelten Sinnen die Function auf ihre Werkzeuge ausübt. Die Leistungs-

[1] Vgl. oben Cap. III, S. 69 ff.

fähigkeit unserer Sinnesorgane wird aber durch die Einwirkung der Reize in der Regel nur dann gesteigert, wenn bestimmte, dem Gebiet der Triebäußerungen angehörende Handlungen dem Reiz entgegenkommen. So wird die planmäßige Uebung des Gehörorgans in dem aufmerksamen Hinhören auf Schallreize von der Ohrenheilkunde als ein wirksames Hülfsmittel zur Heilung der Gehörsschwäche angewandt[1]. So wird ferner unser Auge durch einen längeren Aufenthalt im Freien, der uns zum fortwährenden Sehen in große Entfernungen nöthigt, in seiner Sehschärfe vervollkommnet, während nicht minder die durch die Beschäftigung mit nahen Objecten erworbene Myopie eine für die besondere Richtung der Functionen wiederum zweckmäßige, wenn auch in ihren weiteren Erfolgen möglicher Weise das Organ beeinträchtigende Anpassung ist. In allen diesen Fällen allmählicher Veränderungen der Sinneswerkzeuge unter bestimmten Uebungsbedingungen spielen die Triebe eine entscheidende Rolle: durch den Willen zu hören, durch den Willen ferne Gegenstände zu sehen, wird dort das Gehör-, hier das Sehorgan in seinen Functionen vervollkommnet, d. h. in der besonderen Richtung der Reizwirkung den Lebensbedingungen angepasst. Denken wir uns diese Anpassungs- und Differenzirungsvorgänge über eine lange und vielgestaltige Entwicklung ausgedehnt, so sind wir wohl auch hier berechtigt, den allgemeinen Grundsatz anzuwenden, dass nach den bekannten Wirkungen, die wir im kleinen nachweisen können, die unbekannteren, die uns im großen entgegentreten, zu beurtheilen seien. Dies führt dann aber zu einem allgemeinen Princip der Sinnesentwicklung, das zu der Lehre von der ursprünglichen specifischen Energie der Sinnesqualitäten im vollen Gegensatze steht. Wir können dasselbe als ein Princip der Anpassung der Sinnesfunctionen an die Reize und der Sinneswerkzeuge an die Functionen bezeichnen. Näher lässt es sich folgendermaßen formuliren: Die Differenzirung der Sinne ist ein Erzeugniss der mechanischen und chemischen Einwirkungen auf die lebende Substanz und der diesen Einwirkungen entgegenkommenden Triebe der empfindenden Wesen. Durch diese Wechselwirkung der äußeren Reize und der inneren Triebe differenzirt sich zunächst das Hautsinnesorgan gegenüber der sonstigen Leibessubstanz. Dann differenziren sich die einzelnen mit besonderer Empfindlichkeit ausgestatteten Theile des Hautsinnesorgans, und endlich aus diesen wieder die specifischen mechanischen und chemischen Sinneswerkzeuge samt den Empfindungen, die sie vermitteln.

Als JOHANNES MÜLLER das Princip der specifischen Sinnesenergien aufstellte, galt in den organischen Naturwissenschaften fast uneingeschränkt die

---

[1] URBANTSCHITSCH, Zeitschrift für Ohrenheilkunde, Bd. 33, 1898, S. 238 ff.

Lehre von der Constanz der Arten, und im Rahmen dieser Lehre bot dann naturgemäß auch die Annahme, dass es ursprünglich verschiedene specifische Sinnesnerven oder Sinneselemente gebe, keine Schwierigkeit. In dem Augenblick, wo durch DARWIN die Entwicklungstheorie allgemeinere Verbreitung fand, konnte dann freilich der Widerspruch, in welchem diese Theorie mit jenem Princip stand, kaum verborgen bleiben. In der That hat auf diese Unvereinbarkeit G. H. LEWES schon sehr bald nach dem Erscheinen von DARWINS Hauptwerk hingewiesen[1]. Wie sehr aber im allgemeinen in der Physiologie die Lehre von den specifischen Energien festgewurzelt war, dafür liefert wohl das sprechendste Zeugniss der Umstand, dass gerade solche neue Befunde, die an sich sehr geeignet gewesen wären, Zweifel an jener Lehre zu erwecken und die Frage nach den genetischen Beziehungen der verschiedenen Sinne anzuregen, das Gegentheil dieses Erfolges bewirkten, indem man sich durch sie nur veranlasst sah, die bis dahin angenommenen specifischen Qualitäten oder »Modalitäten« noch um einige weitere zu vermehren. Dies zeigte sich vor allem bei dem wichtigen Nachweis von GOLTZ, dass das Bogenlabyrinth nicht, wie bis dahin angenommen worden war, ein Theil des Gehörorgans, sondern ein die Vorstellungen des Gleichgewichts und der Bewegungen des eigenen Körpers erzeugendes inneres Sinnesorgan sei[2]. Indem dabei die Verwandtschaft der durch dieses Organ vermittelten Empfindungen und Reflexe mit den Druckempfindungen und den Reflexen des Hautsinnesorgans ebenso unbeachtet blieb wie seine genetische Beziehung zum Gehörorgan, wurde das tonische Sinnesorgan bald als ein »sechster Sinn« mit specifischen Qualitäten, bald auch als ein ohne die Dazwischenkunft irgend welcher Empfindungen wirkender Regulirungsapparat aufgefasst. Nicht minder war man bei der Auffindung irgend welcher sonstiger Sinnesapparate der Thiere, die sich nicht sofort unter die vorhandenen Rubriken ordnen ließen, wie z. B. bei den becherförmigen Organen der Fische, bereit, von weiteren neuen specifischen Sinnesapparaten zu sprechen[3].

Auf die hauptsächlichsten physiologischen Thatsachen, die ein an die Stelle des Begriffs der specifischen Energie zu setzendes Princip der Anpassung an den Reiz und demnach auch eine wesentlich von den äußeren Sinnesapparaten ausgegangene Differenzirung der Empfindungen wahrscheinlich machen, ist schon in der ersten Auflage des vorliegenden Werkes (1874) von mir hingewiesen worden. In der Physiologie sind diese Ausführungen theils unbeachtet geblieben, theils hat man auf sie mit der Annahme einer specifisch verschiedenen Function der Rindenelemente des Gehirns geantwortet[4], einer Annahme, die ihrerseits mit zahlreichen Thatsachen der Gehirnphysiologie unvereinbar ist[5], abgesehen davon, dass, wie oben bemerkt, die Voraussetzung einer primär in den Sinnescentren des Gehirns entstandenen Differenzirung zu völlig unvollziehbaren Vorstellungen über die stattfindenden Anpassungsvorgänge führen würde (S. 446 f.). Dagegen ist als eines Versuchs, speciell eine Theorie der

---

[1] G. H. LEWES, Physiology of common life. Vol. 2, 1860, p. 25. Problems of life and mind. 1874, p. 135. Aehnliche Gesichtspunkte machte A. HORWICZ geltend (Psychologische Analysen auf physiologischer Grundlage. I. 1872, S. 108).

[2] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv. Bd. 3, 1870, S. 172.

[3] LEYDIG, Handbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857, S. 196.

[4] H. MUNK, Sitzungsber. der Berliner Akademie. 20. Juni 1889. S. 7 ff.

[5] Siehe S. 328 ff.

Licht- und Farbenempfindungen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen zu gewinnen, W. PREYERS Hypothese der Entwicklung der Farben- aus den Temperaturempfindungen zu erwähnen. Doch sind die Grundlagen dieser Hypothese weder mit den vergleichend-anatomischen Thatsachen noch mit den Ermittelungen über den Ursprung und die Bedingungen der Temperaturempfindungen zu vereinigen[1]. Der den specifischen Sinnesenergien als Hauptstütze dienende Satz von den specifischen Empfindungen nach elektrischer und mechanischer Reizung der Nervenfasern wurde sodann von M. DESSOIR hinsichtlich seiner Allgemeingültigkeit bestritten, während sich H. SCHWARZ gegen die philosophischen Voraussetzungen der ganzen Lehre wandte[2]. Die bedeutsamsten Einwände gegen diese ergaben sich jedoch allmählich auf dem Gebiet der vergleichenden Physiologie aus den morphologischen Thatsachen der Sinnesentwicklung und theilweise auch aus den Beobachtungen über die Sinnesperceptionen niederer Thiere. Der Erste, der die Existenz von »Uebergangs-Sinnesorganen« annahm, in denen Functionen vereinigt seien, die sich später auf verschiedene Organe vertheilten, war wohl JOHANNES RANKE. Er fand, dass bei vielen Insekten die Hörstäbchen eine Beschaffenheit besäßen, die sie zur Perception verschiedener Schallqualitäten kaum geeignet mache, und dass sie zugleich von Taststäbchen wenig verschieden seien, so dass das ganze Organ sich von dem Tastorgan noch wenig differenzirt habe. Ebenso vermuthete er, dass die Sehorgane der Blutegel gleichzeitig als Tast- und als Geschmacksorgane functionirten. Demnach meinte er, möglicher Weise könnten die specifischen Energien überhaupt »als etwas Erlerntes betrachtet werden«[3]. Zu einem ähnlichen Ergebniss gelangte dann später W. NAGEL auf Grund seiner Untersuchungen über die Organe des Geruchs- und Geschmackssinnes. Auch er sah, wie das ja ohnehin die Entwicklungsgeschichte nahelegte, in dem Tastsinn den Ausgangspunkt für die Entwicklung aller Specialsinne, und Beobachtungen wie Versuche führten ihn zu der Ueberzeugung, dass speciell der Geruchs- und Geschmackssinn, auch nachdem sie sich von dem Tastsinne geschieden haben, noch lange zu einem nicht differenzirten »chemischen Sinn« verbunden seien. Er bezeichnete daher das Tastorgan als »Universalsinnesorgan«, solche noch nicht zu gesonderter specifischer Energie gelangte einzelne Sinneswerkzeuge aber als »Wechselsinnesorgane«[4]. Wie man sieht, decken

[1] W. PREYER, Ueber den Farben- und Temperatursinn. PFLÜGERS Archiv. Bd. 25, 1881, S. 31.

[2] M. DESSOIR, Archiv für Physiologie. 1892, S. 175. H. SCHWARZ, Das Wahrnehmungsproblem. 1892, S. 166 ff. Die Umwälzung der Wahrnehmungshypothesen. 1895. 2. Theil, das Problem der Sinnesqualitäten.

[3] J. RANKE, Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. 25, 1875, S. 143.

[4] WILLIBALD NAGEL, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchung über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca zoolog. Bd. 7, 1894, S. 25. NAGELS weitere Meinung, dass sich überhaupt erst bei den Luftthieren diese Sinnesgebiete von einander geschieden hätten, weil im Wasser gelöste Flüssigkeiten nicht als Geruchsreize wirkten, ist dagegen, angesichts der auffallenden Differenzirung beider Organe in der ganzen Classe der Fische, schwerlich zu halten. Wenn man bedenkt, dass bei den Fischen das ganze Vorderhirn im wesentlichen Riechcentrum ist, so darf man vielleicht eher vermuthen, dass hier eine ganz besonders feine Differenzirung der Riechorgane stattgefunden habe, welche die Thiere befähigt, im Wasser gelöste Riechstoffe noch bei verhältnissmäßig großer Verdünnung zu percipiren. Das wesentliche Merkmal des Geschmacks gegenüber dem Geruchssinn scheint mir zunächst darin zu liegen, dass der erstere speciell für die an die Nahrungsaufnahme gebundenen chemischen Reize adaptirt ist, während der

sich die Ausdrücke »Uebergangs-« und »Wechselsinnesorgane« wesentlich mit dem oben (S. 455) definirten Begriff »polytroper Sinnesorgane«: nur hebt jeder jener Ausdrücke eine andere Seite dieses Begriffs hervor. Bei dem »Uebergangssinnesorgan« denkt man an die genetische Zwischenstufe, die das Organ einnimmt, bei dem »Wechselsinnesorgan« an seine wechselnde Function. Der allgemeinere Ausdruck »polytrop« schließt nun auch noch den weiteren Fall ein, dass ein solches Organ bei einer und derselben Reizeinwirkung als »gemischtes«, d. h. gleichzeitig in der einen und in der andern Richtung functionirt, ein Fall, der gerade bei demjenigen Sinnesorgan zutrifft, das, nachdem es die Bedeutung eines Universalsinnes eingebüßt hat, fortan noch polytropes Organ bleibt, bei dem Hautsinnesorgan. Denn es kann einen Reiz gleichzeitig als Druck- und als Temperaturreiz und eventuell sogar auch noch als Schmerzreiz empfinden. Uebrigens finden sich in der zoologischen Litteratur gerade bei den Sinnesorganen so mannigfache Beispiele von abweichender Differenzirung und von wechselnder Function der nämlichen Organanlagen, z. B. Uebergänge ursprünglicher Tast- oder Schmeckorgane in Augen oder Rückbildungen von Sehorganen zu Tastgebilden u. s. w., dass schon damit die Annahme bestimmter Functionsgrenzen zwischen den verschiedenen Sinnesgebieten wenigstens innerhalb der phylogenetischen Entwicklung hinfällig wird. Wie den Zoologen der Einfluss nicht entgangen ist, den die äußeren Lebensbedingungen auf die specifische Sinnesentwicklung ausüben, so sind sie aber nicht minder, sobald sie irgend der Lebensweise der Thiere ihre Aufmerksamkeit zuwandten, dazu geführt worden, die Function als die der Differenzirung der Organe vorausgehende Bedingung zu erkennen. Da die Ausübung der Functionen überall auf bestimmte thierische Triebe zurückführt, so ist damit zugleich jenem subjectiven Factor der Sinnesentwicklung sein Recht zugestanden, der oben als ein stets mit den objectiven Einflüssen zusammenwirkender bezeichnet wurde. Besonders gebührt hier Th. Eimer das Verdienst, dieses Moment der Abhängigkeit der organischen Substrate von der Ausübung der Functionen als ein »biologisches Grundgesetz« betont zu haben[1].

---

letztere die Bedeutung eines allgemeineren, den chemischen Einwirkungen der weiteren Umgebung zugänglichen Sinnes besitzt. Die speciellere Adaptation an Wasser oder Luft ist dann wohl erst die Wirkung einer besonderen, von den Lebensbedingungen der Thiere abhängigen Differenzirung.

[1] Th. Eimer, Die Entstehung der Arten. Bd. 1, 1888, S. 335 ff. Bd. 2, 1897, S. 12 ff. Vgl. auch W. Nagel, a. a. O. S. 39.

Neuntes Capitel.

Intensität der Empfindung.

1. Psychische Maſsmethoden.

a. Allgemeine Principien der psychischen Messung.

Dass jede Empfindung eine gewisse Intensität besitzt, in Bezug auf welche sie mit andern Empfindungen, namentlich mit solchen von übereinstimmender Qualität, verglichen werden kann, ist eine Thatsache der unmittelbaren Erfahrung. Nach der Intensität der Empfindungen schätzen wir zunächst die Stärke der äußeren Sinnesreize, und im praktischen Leben pflegt fortan diese unmittelbare Empfindungsschätzung für unsere Beurtheilung der objectiven Reize maßgebend zu bleiben. Nachdem nun aber die physikalischen Untersuchungsmethoden objective, von dieser unmittelbaren Schätzung möglichst unabhängige Hülfsmittel geschaffen haben, die eine genauere Messung der äußeren Reizungsvorgänge möglich machen, entsteht für die Psychologie die Aufgabe, zu ermitteln, inwiefern jene unmittelbare Schätzung, die wir mit Hülfe der Empfindungen vornehmen, der wirklichen Stärke der Reize entspricht oder von ihr abweicht.

Das so festgestellte Verhältniss pflegt man als Beziehung zwischen Reiz und Empfindung zu bezeichnen. Dieser Ausdruck ist jedoch irreführend, weil er eine Aufgabe andeutet, die weder in den Thatsachen der unmittelbaren Empfindungsschätzung selbst enthalten, noch überhaupt direct lösbar ist. Keine psychologische Beobachtung und keine auf diese gegründete psychologische Experimentalmethode kann etwas anderes leisten, als die Beziehungen der objectiven, physikalischen Reize zu unserer Auffassung und Vergleichung von Intensitäten der durch diese Reize veranlassten Empfindungen zu ermitteln. Wie sich die Empfindungen selbst zu den sie verursachenden Reizen verhalten mögen, das kann durch die unmittelbare Beobachtung in keiner Weise bestimmt werden. Das Problem der Empfindungsintensität besteht daher zunächst in der Beantwortung der Frage: wie verhalten sich, wenn eine Reihe von Reizen verschiedener Stärke auf ein Sinnesorgan einwirkt, unsere vergleichenden Schätzungen der entsprechenden Empfindungen? Wir wollen dieses Problem kurz als das Problem der Auffassung der Empfindungsstärken bezeichnen. Weil wir nun darüber,

wie die Empfindungen unabhängig von dieser unserer Auffassung beschaffen sind, selbstverständlich direct nichts aussagen können, so ist von vornherein einleuchtend, dass zu einer Feststellung des Verhältnisses der objectiven Reizstärken zu den Empfindungen selbst höchstens auf indirecte Weise, etwa durch die Vergleichung der auf verschiedenen Wegen ausgeführten Versuche über die Auffassung der Empfindungen, zu gelangen ist. Da übrigens die Lehre von der Auffassung psychischer Inhalte oder der »Apperception« erst an einer späteren Stelle dieses Werkes eingehend erörtert werden kann, so muss hier die Thatsache, dass es sich bei der Beziehung zwischen Reiz und Empfindung zunächst nie um die Empfindung selbst, sondern nur um die Apperception der Empfindung handeln kann, vorläufig als eine nicht zu bestreitende Voraussetzung hingenommen werden. Dagegen wird auf die Frage, wie sich die hier wirksam werdenden Apperceptionsvorgänge den allgemeinen Gesetzen der Apperception einordnen, erst bei diesen näher einzugehen sein[1].

Unter psychophysischen Maßmethoden oder, wie man sie wegen ihrer unmittelbaren psychologischen Bedeutung auch zweckmäßiger bezeichnet, unter psychischen Maßmethoden versteht man hiernach solche Methoden, die bestimmt sind, gesetzmäßige Beziehungen zwischen der quantitativen Veränderung der äußeren Sinnesreize und den quantitativen Veränderungen unserer Auffassung der entsprechenden Empfindungen festzustellen. Dieser Messung können nun im allgemeinen zwei Aufgaben gestellt werden. Die erste besteht in der Bestimmung der Grenzwerthe, zwischen denen uns Veränderungen der Reize von Veränderungen der Empfindung begleitet erscheinen, die zweite in der Ermittelung der gesetzmäßigen Beziehungen zwischen den Reizänderungen und unserer Auffassung der Empfindungsänderungen. Diese Aufgaben und die zu ihrer Lösung bestimmten, im Folgenden zu erörternden Methoden beziehen sich auf alle Eigenschaften der Empfindung, die überhaupt messbare Unterschiede darbieten, also nicht bloß auf ihre Intensität, sondern auch auf ihre Qualität; und nicht minder können sie auf die Verhältnisse der Gefühle sowie auf die Vorstellungen, die aus dem Zusammenwirken verschiedener elementarer Empfindungen resultiren, angewandt werden. Unbeschadet dieser Allgemeingültigkeit der Maßmethoden soll jedoch hier zunächst nur ihre Anwendung auf die Intensität der Empfindungen erörtert werden, weil diese die einfachste ist und daher die zweckmäßigste Einführung in die Lehre von den psychischen Maßmethoden überhaupt bildet.

[1] Vgl. Abschnitt V, und zur vorläufigen Orientirung über den Begriff der Apperception oben S. 322 f.

Alle unserer Auffassung zugänglichen Intensitätsänderungen der Empfindung bewegen sich nun zwischen einer unteren und einer oberen Reizgrenze. Die untere Grenze, diesseits welcher die Reizbewegung zu schwach ist, um eine merkliche Empfindung zu verursachen, nennt man die Reizschwelle; die obere, über die hinaus eine Steigerung der Reizstärke die Intensität nicht mehr merklich zunehmen lässt, wollen wir die Reizhöhe nennen[1]. Der Reizschwelle entspricht die eben merkliche Empfindung oder, wie wir sie der Kürze halber nennen wollen, die Minimalempfindung, der Reizhöhe die Maximalempfindung. Von der Lage der Reizschwelle ist die Reizempfindlichkeit abhängig. Je kleiner diejenige Reizgröße ist, die der Minimalempfindung entspricht, um so größer nennen wir die Empfindlichkeit. Liegt z. B. in einem gegebenen Fall die Minimalempfindung beim Reize 1, in einem andern beim Reize 2, so verhält sich die Empfindlichkeit wie $1 : {}^1/_2$, oder allgemein: die Reizempfindlichkeit ist proportional dem reciproken Werth der Reizschwelle. Von der Reizhöhe dagegen wird eine andere Eigenschaft bestimmt, die wir die Reizempfänglichkeit nennen können, indem wir darunter die Fähigkeit verstehen, wachsenden Werthen des Reizes mit der Empfindung zu folgen. Je größer die Reizhöhe, um so größer wird die Reizempfänglichkeit sein. Beginnt z. B. die Maximalempfindung in zwei zu vergleichenden Fällen bei Reizen, die sich wie 1 : 2 verhalten, so verhält sich auch die Empfänglichkeit wie 1:2, oder allgemein: die Reizempfänglichkeit ist proportional dem directen Werth der Reizhöhe. Nennen wir endlich das ganze Gebiet derjenigen Reizgrößen, deren Veränderung von einer parallel gehenden Veränderung der Empfindung begleitet ist, den Reizumfang, so wird dieser zunehmen, je mehr die Reizschwelle sinkt und die Reizhöhe steigt. Liegt z. B. in einem ersten Fall die Reizschwelle bei 1, die Reizhöhe bei 4, in einem zweiten jene bei 2, diese bei 8, so ist beidemal der relative Reizumfang = 4. Liegt aber in einem dritten Fall die Reizschwelle bei ${}^1/_2$, die Reizhöhe bei 4, so ist derselbe nun = 8. Oder allgemein: der relative Reizumfang ist proportional dem Producte der Reizempfänglichkeit in die Reizempfindlichkeit oder dem Quotienten der Reizschwelle in die Reizhöhe. Bezeichnen wir, um diese Beziehungen festzuhalten, die Reizschwelle mit S, die Reizhöhe mit H, so ist:

---

[1] Der metaphorische Ausdruck Schwelle rührt von HERBART her. Er nannte diejenige Grenze, welche nach ihm die Vorstellungen bei ihrem Bewusstwerden überschreiten sollen, die Schwelle des Bewusstseins. (Psychologie als Wissenschaft, Werke, Bd. 5, S. 541.) Von FECHNER wurde dann der Ausdruck auf das Empfindungsmaß übertragen (Elemente der Psychophysik, 1860, Bd. 1, S. 238).

das Maß der Reizempfindlichkeit $= \frac{1}{S}$,
das Maß der Reizempfänglichkeit $= H$,
das Maß des Reizumfanges $= \frac{H}{S}$.

Zur Bestimmung der Reizschwelle kann man sich zweier Methoden bedienen. Man lässt entweder einen Reiz, der unter der Größe S liegt, langsam anwachsen, bis er diese Größe erreicht hat; oder man lässt einen Reiz, der über S liegt, so lange abnehmen, bis er eben unmerklich geworden ist. Im ersten Fall erhält man einen etwas größeren Werth als im zweiten: dort die eben merklich werdende, hier die eben unmerklich werdende Reizstärke. Am zweckmäßigsten combinirt man daher beide Methoden, indem man aus ihren Ergebnissen das Mittel nimmt und also die Reizschwelle als diejenige Größe bestimmt, die zwischen dem eben merklichen und dem eben unmerklichen Reize genau in der Mitte liegt. Zur Ermittelung der Reizhöhe lässt sich nur eine einzige Methode verwenden: man lässt einen Reiz, der etwas unter dem Werthe H liegt, bis zu der Größe zunehmen, über die hinaus eine merkliche Steigerung der Empfindung nicht mehr bewirkt werden kann. Das umgekehrte Verfahren ist hier wegen der starken Ermüdung, die übermaximale Reize herbeiführen, ausgeschlossen. Da sich aber der nämliche Einfluss schon diesseits der Reizhöhe in störender Weise geltend macht, so sind überhaupt die Ermittelungen der oberen Reizgrenze sehr unsicher. Bei der Bestimmung der beiden Grenzwerthe S und H wird es endlich unerlässlich, zum Behuf der möglichsten Elimination wechselnder Zustände des Bewusstseins und der Sinnesorgane zahlreiche Beobachtungen auszuführen, bei denen auf den Gang der Ermüdungseinflüsse Rücksicht zu nehmen ist. Dies ist bis jetzt selbst bei den Untersuchungen über die Reizschwelle kaum geschehen. Ueberdies bleibt gerade die letztere bei einigen Sinnesorganen deshalb streng genommen unbestimmbar, weil, wie wir unten sehen werden, permanente schwache Reize existiren, durch die sich die betreffenden Sinne fortwährend über der Reizschwelle befinden.

Gesetzmäßige Beziehungen zwischen den Reizänderungen und unserer Auffassung der entsprechenden Empfindungsänderungen sind in dem ganzen Gebiet des Reizumfangs von der Reizschwelle bis zur Reizhöhe der Untersuchung zugänglich. Die Aufgabe besteht aber hier darin, zu ermitteln, um welche Größe in den verschiedenen Theilen der zwischen jenen Grenzen eingeschlossenen Reizscala sich nach unserer Schätzung die Empfindungsstärke ändert, wenn die Reizstärke um eine gegebene Größe geändert wird. Je kleiner diejenige Reizänderung ist, die erfordert wird, um eine gegebene, in den verglichenen Beobachtungen constant erhaltene Aenderung in unserer Auffassung der

Empfindung hervorzubringen, um so größer nennen wir die Unterschiedsempfindlichkeit. Die letztere wird also gemessen durch den reciproken Werth der zu einer Empfindungsänderung von einem bestimmten Grade der Merklichkeit nöthigen Aenderung der Reizintensität. Zu ihrer Bestimmung kann man die folgenden vier Methoden anwenden, von denen sich die zwei ersten als die Abstufungsmethoden, die zwei letzten als die Abzählungsmethoden bezeichnen lassen[1].

b. Abstufungsmethoden.

Die einfachste der Abstufungsmethoden ist die Methode der Minimaländerungen, auch »Methode der eben merklichen Unterschiede« genannt. Bei ihr sucht man auf verschiedenen Stufen der Reizscala diejenige Aenderung der Reizstärke festzustellen, die eine eben die Grenze unserer Auffassung erreichende Aenderung der Empfindung bewirkt. Das Verfahren ist hiernach demjenigen verwandt, das zur Ermittelung der Reizschwelle dient. Nur hat man dabei nicht die Empfindung Null mit einem Minimalwerth der Empfindung, sondern Empfindungen von verschiedener Größe mit andern Empfindungen zu vergleichen, welche von ihnen um minimale Werthe verschieden sind. Wegen dieser Analogie hat FECHNER jenen Reizunterschied, der einem eben merklichen Unterschied zweier Empfindungen entspricht, als die Unterschiedsschwelle bezeichnet[2]. Je größer diese Unterschiedsschwelle ist, um so geringer ist offenbar die Genauigkeit der Unterscheidung oder, wie man die Genauigkeit unserer Schätzung von Unterschieden nach dem Vorgange FECHNERs zu nennen pflegt, die Unterschiedsempfindlichkeit. Die Größe der letzteren wird also unmittelbar durch die reciproken Werthe der Unterschiedsschwelle gemessen. Zur Feststellung der letzteren lässt man aber zuerst einen untermerklichen Unterschied so lange zunehmen, bis er übermerklich wird, und hierauf einen übermerklichen Unterschied so lange abnehmen, bis er untermerklich wird. Als Unterschiedsschwelle wird dann diejenige Reizänderung betrachtet, die zwischen dem eben verschwindenden und dem eben merklich werdenden Unterschied genau in der Mitte liegt, wobei dieser Mittelwerth, um veränderliche Nebeneinflüsse möglichst zu eliminiren, wieder aus mehrfach wiederholten, in verschiedener Zeitfolge der Reize oder bei abwechselnder räumlicher Lage derselben ausgeführten Beobachtungen gewonnen werden muss. Solche Versuchsreihen werden

---

[1] Ueber die Frage der Empfindungsmessung und über die psychischen Maßmethoden im allgemeinen vgl. WUNDT, Logik[2], Bd. 2, II, S. 178. G. F. LIPPS, Grundriss der Psychophysik. 1899, S. 39. M. FOUCAULT, La psychophysique. 1901, p. 325. E. W. SCRIPTURE, Studies from the Yale psychol. Laboratory. Vol. 4, 1896, p. 89. Vol. 8, 1900, p. 109. Außerdem die unten bei den einzelnen Methoden citirte Litteratur.

[2] FECHNER, Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 242.

bei verschiedenen Reizintensitäten ausgeführt und ergeben so eine Scala von Unterschiedsschwellen [1].

Eine zweite Abstufungsmethode ist die Methode der mittleren Abstufungen, auch Methode der übermerklichen Unterschiede genannt. Sie kommt, obgleich in ihrer psychologischen Anwendung jünger als die vorangegangene und die folgenden Methoden, demjenigen Verfahren, nach dem wir im praktischen Leben Empfindungen abschätzen, am nächsten. So lange wir uns hier darauf beschränken, je zwei qualitativ übereinstimmende Empfindungen in Bezug auf ihre Intensität zu vergleichen, vermögen wir nur anzugeben, ob sie wenig oder sehr verschieden sind in ihrer Stärke; eine nähere quantitative Bestimmung ist aber, so lange uns nicht Associationen zu Hülfe kommen, unmöglich. Dies wird anders, sobald drei Empfindungen zur Vergleichung herbeigezogen werden. Wir vermögen dann im allgemeinen leicht zu unterscheiden, ob diejenige Empfindung, die zwischen der schwächsten und stärksten liegt, näher der ersten oder der zweiten, oder ob sie etwa gleich weit von beiden entfernt zu sein scheine. Stuft man demgemäß je drei Reize allmählich so ab, dass der mittlere nach unserer Schätzung zwischen dem ersten und dritten die Mitte hält, so lässt sich durch die wiederholte Anwendung dieses Verfahrens eine Reizscala herstellen, deren Intervalle gleich großen Intervallen unserer Empfindungsschätzung entsprechen. Bezeichnen wir die auf einander folgenden Werthe der durch mittlere Abstufung gewonnenen Reizscala mit $r_1, r_2, r_3, r_4, \ldots$, so werden nun die Quotienten $\frac{r_2}{r_1}, \frac{r_3}{r_2}, \frac{r_4}{r_3}, \ldots$ um so größer werden, je mehr die Unterschiedsempfindlichkeit abnimmt, und es werden daher unmittelbar ihre reciproken Werke $\frac{r_1}{r_2}, \frac{r_2}{r_3}, \ldots$ als Maße der Unterschiedsempfindlichkeit benutzt werden können. Für die Gewinnung zuverlässiger Resultate ist es aber unerlässlich, diese Methode entweder mit derjenigen der Minimaländerungen oder mit einer der beiden sogleich zu besprechenden Abzählungsmethoden zu combiniren [2].

c. Abzählungsmethoden.

Auch hier unterscheidet man zwei Hauptmethoden, die als »Methode der mittleren Fehler« und als »Methode der richtigen und falschen Fälle« bezeichnet werden. Wegen der Anwendungen, die bei beiden von den

[1] FECHNER, Elemente der Psychophysik. Bd. 1, S. 71, 94, 120. WUNDT, Ueber die Methode der Minimaländerungen. Philos. Stud. Bd. 1, 1880, S. 556.

[2] PLATEAU, Bulletin de l'acad. roy. de Belgique, t. 33, 1872, p. 376. J. DELBOEUF, Étude psychophysique. 1873, p. 50.

begangenen Schätzungsfehlern gemacht werden, hat man sie auch unter dem Namen der »Fehlermethoden« zusammengefasst. Insofern aber die Abzählungsmethoden mit der Methode der Minimaländerungen darin übereinstimmen, dass sie sich immer nur sehr kleiner Unterschiede der Reize bedienen, kann man sie mit dieser auch als Minimalmethoden im weiteren Sinne des Wortes vereinigen und ihnen die Methode der mittleren Abstufungen, weil sie von größeren Intervallen der Reize und Empfindungen Gebrauch macht, als die Intervallmethode gegenüberstellen. Wir werden unten sehen, dass diese Unterscheidung mit Rücksicht auf die in beiden Fällen gewonnenen Resultate von Bedeutung ist (vgl. Nr. 3 und 4).

Unter den Abzählungsmethoden ist nun die Methode der mittleren Fehler in ihrem Ausgangspunkte den Abstufungsmethoden, und zwar speciell der Methode der Minimaländerungen am nächsten verwandt. Sie stützt sich nämlich auf die Erwägung, dass, je kleiner der Unterschied der Reize ist, der in der Empfindung merklich wird, um so kleiner auch derjenige Reizunterschied sein werde, welcher nicht mehr merklich ist. Man darf daher voraussetzen, dass die Genauigkeit, mit der, wenn ein erster Reiz gegeben ist, ein zweiter nach der Empfindung abgestuft wird, um demselben gleich zu erscheinen, der Größe der Unterschiedsschwelle umgekehrt proportional sei. Demgemäß sucht man im Vergleich mit einem gegebenen Reiz einen zweiten so einzustellen, dass er eine von dem ersten nicht zu unterscheidende Empfindung erzeugt. Dies Verfahren wird bei jeder der untersuchten Reizstärken wiederholt. Die Präcision, mit der dann in einer abgezählten Reihe von Versuchen die Schätzung erfolgt, ist umgekehrt proportional dem durchschnittlich begangenen Fehler. Da nun aber die Genauigkeit der Bestimmungen um so größer sein wird, je kleinere Empfindungsunterschiede wir zu schätzen vermögen, so muss auch die Unterschiedsempfindlichkeit dem begangenen Fehler umgekehrt proportional sein. Maßgebende Werthe für den Betrag dieses Fehlers erhält man hier erst aus zahlreichen Einzelbeobachtungen, da der im einzelnen Fall begangene Fehler von dem einem fortwährenden Wechsel unterworfenen Stand des Bewusstseins und andern Nebenumständen mitbestimmt ist, welche erst in einer größern Zahl von Fällen sich ausgleichen lassen. Das Mittel aus den so erhaltenen einzelnen Fehlern ist der mittlere Fehler. Derselbe kann in zwei Bestandtheile zerlegt werden: in einen constanten Mittelfehler, der von der Zeit- und Raumlage der mit einander verglichenen Empfindungen abhängt, und der bei einer bestimmten Zeit- und Raumlage einen bestimmten positiven oder negativen Werth hat; und in einen variabeln Mittelfehler, der aus einer positiven und einer negativen Componente besteht, die beide ihrem

absoluten Werthe nach einander gleich sein müssen. Diesem variabeln Mittelfehler ist die Unterschiedsempfindlichkeit reciprok. Derselbe muss daher aus dem rohen mittleren Fehler durch Elimination des constanten Fehlers, d. h. der Einflüsse der Zeit- und Raumlage der Reize, gefunden werden[1].

Die Methode der mittleren Fehler geht aus der Methode der Minimaländerungen dann hervor, wenn man sich bei dieser auf die Feststellung der eben untermerklichen Reizunterschiede beschränkt. Bei der Ausführung größerer Versuchsreihen zum Behufe dieser Feststellung ergeben sich dann von selbst jene Schwankungen, die zu einer Trennung des constanten und variabeln mittleren Fehlers und zur Verwerthung des letzteren für die Bestimmung der Unterschiedsempfindlichkeit herausfordern.

Die zweite der Abzählungsmethoden oder die Methode der richtigen und falschen Fälle besteht darin, dass man zwei sehr wenig verschiedene Reize A und B in oft wiederholten Versuchen auf ein Sinnesorgan einwirken lässt. Es erscheint dann wegen der Schwankungen der Unterschiedsempfindlichkeit und sonstiger Einflüsse, welche die Vergleichung von Empfindungen unsicher machen, bald $A > B$ bald $B > A$, bald $A = B$. Nennt man demnach solche Schätzungen, bei denen ein vorhandener Reizunterschied richtig aufgefasst wird, richtige Fälle (r), solche, in denen der in Wirklichkeit schwächere Reiz als der stärkere erscheint, falsche Fälle (f), und solche endlich, in denen beide Reize gleich erscheinen, Gleichheitsfälle (g), so kommt in einer größeren Reihe von Beobachtungen auf eine gewisse Zahl richtiger immer eine gewisse Zahl von falschen und von Gleichheitsfällen. Das Verhältniss der richtigen Fälle r zur Gesammtzahl n der Fälle, der Quotient $\frac{r}{n}$, wird nun offenbar um so mehr der Einheit $\left(\frac{n}{n}\right)$ sich nähern, je größer der Reizunterschied, oder je größer bei gleichem Reizunterschied die Unterschiedsempfindlichkeit ist. Lässt man daher in verschiedenen Beobachtungsreihen den Reizunterschied constant, so wird der Quotient $\frac{r}{n}$ ein Maß der Unterschiedsempfindlichkeit sein. Hierbei ist jedoch zu bedenken, dass die Gleichheitsfälle ein Mittelgebiet zwischen richtigen und falschen Fällen darstellen, das deshalb theils den ersteren, theils den letzteren zuzurechnen sein wird. Ist der Unterschied D der beiden Reize sehr wenig von 0 verschieden, so können ohne erheblichen Fehler die Fälle g zwischen r und f gleichmäßig vertheilt werden. Als die corrigirte Zahl der richtigen Fälle ist also dann

[1] FECHNER, Elemente der Psychophysik. Bd. 1, S. 120. Revision der Hauptpunkte der Psychophysik, 1882, S. 104.

die Summe $r + \frac{g}{2}$ zu betrachten. Setzt man $r + \frac{g}{2} = r'$, so wird daher nicht $\frac{r}{n}$, sondern der Quotient $\frac{r'}{n}$ als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu verwenden sein. Doch kann dieser Quotient nicht, wie der reciproke Werth des eben merklichen Unterschieds oder des mittleren variabeln Fehlers, unmittelbar als Maß der Unterscheidungsschärfe dienen. Denn ein doppelt so großer Werth von $\frac{r'}{n}$ entspricht keineswegs etwa einer doppelt so großen Unterschiedsempfindlichkeit, sondern diese wird dann doppelt so groß sein, wenn der Zuwachs des Reizes, welcher denselben durchschnittlichen Werth von $\frac{r'}{n}$ herbeiführt, in dem einen Fall halb so groß ist als in dem andern. Wenn z. B. bei Versuchen über die Druckempfindung in einer ersten Reihe ein Druck $P + 0{,}4\ P$, in einer zweiten $P + 0{,}2\ P$ den gleichen Werth für $\frac{r'}{n}$ herbeiführte, so würde die Unterschiedsempfindlichkeit hier doppelt so groß sein als dort. Man muss also, um diese in verschiedenen Fällen zu bestimmen, entweder den Reizzuwachs D so variiren, dass $\frac{r'}{n}$ immer gleich bleibt, oder man muss aus den verschiedenen Werthen $\frac{r'_1}{n}, \frac{r'_2}{n}, \frac{r'_3}{n}, \ldots$, die man bei constant gebliebenem Reizzuwachs erhalten hat, berechnen, welcher Werth D nöthig gewesen wäre, um immer dasselbe $\frac{r'}{n}$ zu erhalten. Da das erste dieser Verfahren zu umständlich sein würde, so ist nur das zweite anwendbar. Die Unterschiedsempfindlichkeit ist dann dem Werthe $\frac{1}{D}$ proportional[1].

Auch bei der Methode der richtigen und falschen Fälle kommt das Princip der großen Zahlen zur Anwendung, wonach veränderliche Bedingungen, welche die Resultate beeinflussen, in einer großen Zahl von Beobachtungen sich ausgleichen. Aber auch hier gilt solche Ausgleichung nur insofern, als jene Nebenumstände nicht in einem constanten Sinne wirksam sind. Dieselben Verhältnisse, namentlich die Einflüsse der Zeit- und Raumlage der Reize, die bei der vorigen Methode einen constanten mittleren Fehler herbeiführen, bedingen daher bei der gegenwärtigen constante Abweichungen, die eliminirt werden müssen. Dies geschieht, indem man verschiedene Beobachtungsreihen ausführt, in denen D constant bleibt, während jene Einflüsse variirt werden[2].

[1] FECHNER, Elemente. Bd. 1, S. 104. Revision, S. 84.

[2] Dabei können durch veränderte Versuchsbedingungen außerdem die verschiedenen Miteinflüsse von einander geschieden werden. Vgl. FECHNER, a. a. O. S. 113 ff.

Vergleichen wir die vier Maßmethoden mit einander, so ist zunächst klar, dass jede derselben ein besonderes Maß der Unterschiedsempfindlichkeit ergibt. Denn wir haben als solches benutzt: 1) bei der Methode der Minimaländerungen den reciproken Werth der Unterschiedsschwelle des Reizes: $\frac{1}{U}$, 2) bei der Methode der mittleren Abstufungen den Quotienten je zweier in der hergestellten Reizscala auf einander folgender Reizgrößen: $\frac{R'}{R''}$, 3) bei der Methode der mittleren Fehler den reciproken Werth des mittleren variabeln Fehlers: $\frac{1}{F}$, und 4) bei der Methode der richtigen und falschen Fälle den reciproken Werth desjenigen Reizzuwachses, der in verschiedenen Fällen das gleiche Verhältniss $\frac{r}{n}$ herbeiführt: $\frac{1}{D}$. Diese drei Maße sind nach ihrer absoluten Größe nicht unmittelbar mit einander vergleichbar. Zur Feststellung der gesetzmäßigen Beziehung zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung kann aber jede derselben verwendet werden: hierzu ist nur erforderlich, dass die Maße $\frac{1}{U}$, $\frac{R'}{R''}$, $\frac{1}{F}$ oder $\frac{1}{D}$ bei verschiedenen absoluten Reizstärken bestimmt werden.

Unter den vier erörterten Methoden ist die der Minimaländerungen die älteste; sie wurde zuerst von E. H. Weber[1], dem Urheber der psychophysischen Messungen, angewandt. Die Methode der mittleren Abstufungen ist zuerst bei der Messung von Sterngrößen benutzt und danach von Plateau für psychophysische Zwecke vorgeschlagen worden. Versuche nach der Methode der mittleren Fehler wurden zuerst von Fechner und Volkmann[2], solche nach der Methode der richtigen und falschen Fälle von Vierordt[3] ausgeführt. Die Theorie dieser Methoden hat aber erst Fechner[4] in umfassender Weise entwickelt und dadurch eine genauere Anwendung derselben möglich gemacht; werthvolle Ergänzungen sind von G. E. Müller[5], Jul. Merkel[6] und H. Bruns[7] gegeben worden. Wichtige Gesichtspunkte, namentlich für die Abzählungsmethoden, sind außerdem in Fechners »Collectivmaßlehre« und in den durch sie angeregten Arbeiten enthalten[8]. Die Methode der Minimaländerungen sowie diejenige der mittleren Abstufungen besaßen in ihren früheren Anwendungen nur den Charakter approximativer Verfahrungsweisen, da man sich mit einer tastenden Aufsuchung der Unterschiedsschwellen

---

[1] Annotationes anatomicae et physiologicae. 1851, p. 44: De Tactu (1831). Art. Tastsinn und Gemeingefühl in Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 3, II, 1846, S. 481.

[2] Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 74.

[3] Archiv f. physiol. Heilk. Bd. 11, 1852, S. 844. Bd. 15, 1856, S. 185.

[4] Elemente der Psychophysik, Bd. 1 u. 2. Revision der Hauptpunkte der Psychophysik, 1882. Ueber die psychischen Maßprincipien. Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 161 ff.

[5] Zur Grundlegung der Psychophysik. 1878.

[6] Philos. Stud. Bd. 7, S. 558 ff. Bd. 8, S. 97 ff.

[7] H. Bruns, Ueber die Ausgleichung statistischer Zählungen in der Psychophysik. Philos. Stud. Bd. 8, 1894, S. 1.

[8] G. Th. Fechner, Collectivmaßlehre, herausgeg. von G. F. Lipps. 1897. G. F. Lipps, Philos. Stud. Bd. 13, 1898, S. 579. (Kurze Einführung.) Eine selbständige Behandlung gibt desselben Verf.'s Theorie der Collectivzustände, ebend. Bd. 17, 1901, S. 78, 467. H. Bruns, ebend. Bd. 14, 1898, S. 339. Erich Mosch, ebend. Bd. 14, S. 491 (speciell mit Rücksicht auf die Methode der *r*- und *f*-Fälle).

und der mittleren Intensitäten begnügte. In den neueren Beobachtungen ist auch für sie ein methodischeres Verfahren eingeführt worden[1].

Hinsichtlich der näheren Ausführung der vier Methoden mögen der obigen allgemeinen Darstellung nun noch einige speciellere Bemerkungen folgen.

1. Die Methode der Minimaländerungen. Nennen wir denjenigen Reiz der ganzen Reizscala, für welchen in einem einzelnen Fall die Unterschiedsschwelle bestimmt werden soll, den Normalreiz r, einen anderen mit ihm zu vergleichenden variabeln Reiz den Vergleichsreiz r', so besteht die nächste Aufgabe darin, denjenigen Werth von r' zu finden, bei welchem r' um ein eben merkliches größer oder kleiner ist als r. Zu diesem Zweck wird zuerst $r' = r$ genommen, dann durch unmerkliche Zwischenstufen so lange verstärkt, bis eben $r' > r$ erscheint; dieser Punkt wird aufgezeichnet, aber zur Sicherstellung desselben r' noch etwas weiter verstärkt. Hierauf wird r' allmählich geschwächt, bis ebenso der Punkt, wo $r' = r$ erscheint, erreicht und wieder etwas überschritten ist. Man hat auf solche Weise zwei Werthe, die wir mit r'_o und r''_o bezeichnen wollen, und aus denen man den Mittelwerth $r_o = \frac{r'_o + r''_o}{2}$ bestimmt. In ähnlicher Weise geht man nun von dem Punkte $r' = r$ nach abwärts, indem man r' kleiner als r werden lässt, bis man durch unmerkliche Abstufungen den Punkt erreicht hat, wo $r' < r$ erscheint, und von hier wird endlich wieder bis zur scheinbaren Gleichheit von r' und r zurückgegangen. Aus den so erhaltenen Werthen, die wir mit r'_u und r''_u bezeichnen wollen, wird ebenfalls ein Mittelwerth $r_u = \frac{r'_u + r''_u}{2}$ berechnet. Auf diese Weise gewinnt man zwei Schwellenwerthe, nämlich

die obere Unterschiedsschwelle $\Delta r_o = r_o - r$, und
die untere Unterschiedsschwelle $\Delta r_u = r - r_u$.

Derartige Versuchsreihen zur Bestimmung von Δr_o und Δr_u werden für jedes r zahlreiche ausgeführt, um genauere Mittelwerthe zu gewinnen und, wo es sich nöthig zeigt, constante Fehler zu eliminiren. Die Bedingung zur Entstehung solcher Fehler ist namentlich dadurch gegeben, dass die Raum- oder Zeitlage der Reize stets auf deren Schätzung einen Einfluss äußert. Der Einfluss der Raumlage ist eventuell (nämlich wenn die zu vergleichenden Reize nach einander einwirken) zugleich mit der Zeitlage bei Tast- und Gesichtsversuchen, der Einfluss der Zeitlage allein bei Schallversuchen zu beachten. Geht z. B. im letzteren Fall regelmäßig der Normalschall voran, so erhält man für r_o und für r_u einen anderen Werth, als wenn der Vergleichsschall vorangeht. Es ist daher erforderlich, jede dieser Bestimmungen bei doppelter Zeitlage vorzunehmen, oder allgemein: wo verschiedene Raum- oder Zeitlagen möglich sind, da muss sowohl r_o wie r_u in jeder Raum- und Zeitlage besonders bestimmt und dann aus allen diesen Bestimmungen das Mittel genommen werden. Ist der Fehler der Zeitlage so groß, dass bei objectiver Gleichheit von r und r' in der Empfindung entweder $r > r'$ oder $r' > r$ erscheint, so muss das Verfahren dahin abgeändert werden, dass man in jeder

[1] WUNDT, Philos. Stud. Bd. 1. 1883, S. 556. Vgl. auch FOUCAULT, La Psychophysique, 1901, p. 339.

Zeitlage nicht von dem Punkt objectiver, sondern von einem Punkt subjectiver Gleichheit der Reize ausgeht, wobei dieser Punkt wieder für die beiden Zeitlagen rr' und $r'r$ durch Vorversuche besonders zu bestimmen ist. In allen übrigen Beziehungen bleibt dabei die Ausführung der Methode unverändert. Hat man auf einem dieser Wege schließlich für eine Reihe verschiedener Reizgrößen r die zugehörigen Werthe r_o und r_u gewonnen, so ergeben sich unmittelbar für die functionellen Beziehungen der Unterschiedsempfindlichkeit folgende Gesichtspunkte:

Wenn $\varDelta r_o$ und $\varDelta r_u$ constant bleiben, während zugleich fortwährend $\varDelta r_o = \varDelta r_u$ ist, so bedeutet dies Constanz der absoluten Unterschiedsempfindlichkeit. Verändern sich dagegen $\varDelta r_o$ und $\varDelta r_u$ beide mit wachsendem r, während für irgend ein einzelnes r $\varDelta r_o$ von $\varDelta r_u$ nur wenig verschieden ist, so verändert sich zwar die Unterschiedsempfindlichkeit mit wachsendem Reize, aber diese Veränderung zwischen den Grenzen r_u und r_o ist so klein, dass man annähernd die mittlere Unterschiedsschwelle $\varDelta r = \frac{\varDelta r_o + \varDelta r_u}{2}$ setzen kann. Es lässt sich dann der Schätzungswerth R des Reizes r finden aus der Gleichung

$$R = r_o - \varDelta r = r_u + \varDelta r,$$

und eine Größe $\varDelta = R - r = \frac{1}{2}(\varDelta r_o - \varDelta r_u)$ bezeichnet die Schätzungsdifferenz, wobei positive Werthe von $\varDelta$ ein Ueberschätzen, negative ein Unterschätzen des Reizes ausdrücken. Weichen $\varDelta r_o$ und $\varDelta r_u$ erheblich von einander ab, so genügt aber ihr arithmetisches Mittel $\varDelta r$ zur Bestimmung der Größe $\varDelta$ nicht mehr, sondern es muss nun das Gesetz, nach welchem sich die Unterschiedsempfindlichkeit verändert, berücksichtigt werden. Angenommen z. B., die Unterschiedsschwellen wüchsen bei zunehmender Intensität der Empfindung in einer geometrischen Progression, so würde $R = \sqrt{r_o \, . \, r_u}$, und demnach $\varDelta = \sqrt{r_o \, . \, r_u} - r$ zu setzen sein. Wir werden sehen, dass die zu beobachtende Veränderung der Unterschiedsschwelle bei wachsendem Reize in der That in der Regel dieses geometrische Mittel fordert. Da übrigens jene Veränderung innerhalb enger Grenzen sehr klein ist, so kann statt derselben im allgemeinen ohne merklichen Fehler auch das arithmetische verwendet werden[1].

Ein besonderes Interesse bietet wegen der unten zu erörternden gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindungsschätzung der Fall einer Constanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit bei wechselnder Reizgröße r. Soll diese Constanz bestehen, so müssen sich aus den Beobachtungen die folgenden Gleichungen ergeben:

$$\frac{\varDelta}{r} = \text{const.}, \quad \frac{r_o}{r} = \frac{r}{r_u} = \text{const.}$$

Die nach der oben angegebenen Methode in einem einzelnen Versuch bei einem gegebenen Reize r gewonnenen Werthe r_o, r_u und $\varDelta$ können natürlich

[1] WUNDT, Philos. Stud. Bd. 1, 1883, S. 556. Ueber specielle Modificationen der Methode vgl. P. STARKE, ebend. Bd. 3, 1886, S. 275, und J. MERKEL, ebend. Bd. 4, 1888, S. 118.

auf zureichende Genauigkeit noch keinen Anspruch erheben, sondern es müssen zahlreiche Einzelbestimmungen vorgenommen werden, aus denen das Mittel zu nehmen ist. Hierbei ergibt sich dann zugleich aus den Abweichungen der Einzelbeobachtungen von einander nach den Regeln der Fehlertheorie der wahrscheinliche Fehler der Einzelbeobachtungen, der in diesem Fall ein reciprokes Maß für die Genauigkeit der Empfindungsunterscheidung ist. Hat man nämlich in n Beobachtungen bei dem gleichen Reiz für die Schätzungsdifferenz den Mittelwerth $\varDelta$ und die Einzelwerthe $\varDelta_1, \varDelta_2, \varDelta_3, \ldots \varDelta_n$ erhalten, so ist der mittlere variable Fehler einer Beobachtung

$$F = \sqrt{\frac{(\varDelta - \varDelta_1)^2 + (\varDelta - \varDelta_2)^2 + \ldots (\varDelta - \varDelta_n)^2}{n - 1}},$$

aus welchem man den wahrscheinlichen Fehler $wF = 0{,}6745\, F$ oder annähernd $= \frac{2}{3} F$ findet, und daraus den wahrscheinlichen Fehler in der Bestimmung des mittleren Schätzungswerthes R oder der Schätzungsdifferenz $\varDelta$

$$wF_m = \frac{wF}{\sqrt{n}}.$$

Der große Werth der Minimalmethode besteht darin, dass sie allein (keine der folgenden Methoden kommt ihr in dieser Beziehung gleich) eine sichere Bestimmung der das directeste Maß der Unterschiedsempfindlichkeit abgebenden Unterschiedsschwelle zulässt. Ein gewisser Nachtheil besteht, besonders für den Anfänger in solchen Versuchen, in den störenden Einflüssen, die der Zustand der Erwartung ausüben kann, indem derselbe geneigt macht, um so leichter eine Empfindungsdifferenz anzunehmen, je häufiger schon in einer bestimmten Richtung ein Reizunterschied verändert worden ist. Damit der so entstehende Erwartungsfehler möglichst klein werde, kann die Größe der Stufen nach Maßgabe von eigens zu diesem Zweck ausgeführten Vorversuchen so gewählt werden, dass sie im Verhältniss zu der jeweils zu bestimmenden Unterschiedsschwelle weder zu groß noch zu klein sei. Demnach darf in einem bestimmten Empfindungsgebiete nur dann bei den verschiedenen Punkten der Reizscala eine und dieselbe Stufengröße gewählt werden, falls sich herausstellt, dass auch die absolute Unterschiedsschwelle die nämliche ist. Trifft letzteres nicht zu, so variirt man die Stufengröße proportional der Veränderung der Unterschiedsschwelle. Diese Bestimmung gestaltet sich wieder für den Fall, dass nicht die absolute, sondern die relative Unterschiedsschwelle constant ist, so, dass, wenn für den Ausgangsreiz r_1 die gewählte Stufengröße $= \delta_1$ war, die einem Reize r_2 entsprechende Stufe $\delta_2 = \frac{r_2}{r_1}\delta_1$ zu nehmen ist, u. s. w. Eine andere Methode, den Erwartungsfehler zu eliminiren, besteht darin, dass an der Stelle einer regelmäßigen eine unregelmäßige Variation des Vergleichsreizes erfolgt. Man gibt also in einer Reihe von Versuchen successiv zu dem Normalreiz r die Vergleichsreize $r_1, r_2, r_3, \ldots$, die unregelmäßig über und unter r gelegen sind, so aber dass keiner von ihnen die Unterschiedsschwelle erheblich überschreitet. Aus einer solchen Reihe sind dann 1) die unter dem Normalreiz r gelegenen Werthe des Vergleichsreizes r', bei denen $r' = r$ geschätzt wurde, zu einem Mittel zu vereinigen, 2) die ebenso gelegenen, denen r' eben merklich $< r$ entsprach, sodann 3) die über r ge-

legenen Werthe $r' = r$, 4) die ebenso gelegenen r' eben merklich $> r$. Aus 1 und 2 erhält man dann, wie oben, die untere, aus 3 und 4 die obere Unterschiedsschwelle. Dieses Verfahren hat zugleich den Charakter einer combinirten Methode, indem es den Abzählungsmethoden sich nähert, und es geht dadurch der Vortheil einer raschen Auffindung der Unterschiedsschwelle einigermaßen wieder verloren. Glücklicher Weise zeigt es sich, dass alle diese Hülfsverfahren zur Elimination der Erwartungseinflüsse entbehrt werden können, sobald der erforderliche Grad der Uebung erreicht ist, vorausgesetzt, dass man es mit Versuchspersonen zu thun hat, die überhaupt eine zureichende Uebungsfähigkeit in psychologischer Beobachtung besitzen. Ist diese Bedingung erfüllt, so wird der Beobachter mehr und mehr unabhängig von vorausgegangenen Versuchen, so dass er die Empfindungen stets nach ihrem unmittelbar gegebenen Verhältniss aufzufassen vermag[1].

2. Die Methode der mittleren Abstufungen. Bei ihr misst man die Veränderungen der Unterschiedsempfindlichkeit mit der Reizstärke, indem man die Quotienten $\frac{r_1}{r_2}, \frac{r_2}{r_3}, \frac{r_3}{r_4}, \frac{r_4}{r_5}, \ldots$ der Reihe nach bestimmt. Dies geschieht, indem von drei auf einander folgenden Reizen r_1, r_2 und r_3 der untere und obere, r_1 und r_3, constant erhalten, der mittlere r_2 aber stetig abgestuft wird. Um die Punkte zu finden, wo r_2 ebenso weit von r_1 wie von r_3 entfernt zu sein scheint, kann man ein doppeltes Verfahren anwenden. Bei dem ersten, dem Verfahren der stetigen Variationen des mittleren Reizes, geht man von einem der unteren Grenze näher liegenden Werthe des Reizes aus und lässt dann diesen zuerst bis zu einem Punkte r'_u zunehmen, welcher eben der Mitte entspricht, und dann darüber hinaus, um einen Punkt r'_o zu bestimmen, bei welchem eine obere Grenze dieser Mittenschätzung erreicht wird. Ebenso wird in umgekehrter Richtung verfahren, indem man, von einem r_3 näher liegenden Werthe ausgehend, zuerst einen oberen Grenzpunkt r''_o und dann einen unteren r''_u der Mittenschätzung bestimmt. Man erhält so schließlich r_2 als Mittel aus den vier Werthen r'_u, r''_u, r'_o und r''_o, wobei man sich je nach Umständen des arithmetischen oder geometrischen Mittels bedienen kann. Hiernach besteht dieses Verfahren in einer Verbindung der Methode der mittleren Abstufungen mit der Methode der Minimaländerungen. Das zweite Verfahren lässt sich als das der unregelmäßigen Variationen des mittleren Reizes bezeichnen. Man lässt bei demselben bald in aufsteigender bald in absteigender Folge drei Reize r_1, r_v, r_2 einwirken, indem wieder r_1 und r_2 constant bleiben, r_v aber beliebig und sprungweise wechselt. Hierbei wird jedesmal r_v entweder als über oder als unter oder aber als in der Mitte gelegen aufgefasst. Bezeichnet man die Obenschätzungen mit o, die Untenschätzungen mit u und die Mittenschätzungen mit m, so lassen sich die letzteren auch als solche betrachten, bei denen sich die Neigungen über und unter der Mitte zu schätzen das Gleichgewicht halten.

[1] Unter den Anwendungen der Methode auf zusammengesetzte Vorstellungen ist es nur das Gebiet des sogenannten »Zeitsinns«, bei dem wegen der später zu erörternden Bedeutung gewisser an die Erwartung gebundener Gefühle für die Zeitvorstellungen dieser Einfluss der Erwartung an sich niemals eliminirt werden kann, weil er eben ein wichtiger Factor der Zeitvorstellungen selbst ist. Vgl. über diesen besonderen Fall unten Abschn. III, Cap. XV.

Auf diese Weise können alle Schätzungen auf die zwei Fälle $o' = o + \frac{m}{2}$ und $u' = u + \frac{m}{2}$ zurückgeführt werden. Die Empfindungsmitte zwischen den Reizen r_1 und r_2 wird dann bei demjenigen Reize r_m liegen, für welchen sich aus einer großen Zahl von Beobachtungen $o' = u' = 50$ proc. aller Fälle ergibt. Da im allgemeinen der wirkliche Werth von r_m zwischen irgend welchen zwei durch ein Intervall getrennten Werthen von r_v, die wir r_a und r_b nennen wollen, liegen wird, so lässt sich, vorausgesetzt dass dieses Intervall hinreichend klein ist, um innerhalb desselben die Curve der Empfindungsänderung als eine gerade Linie betrachten zu können, der Werth von r_m berechnen aus der Gleichung:

$$r_m = \frac{r_a\,(50 - u'_b) + r_b\,(u'_a - 50)}{u'_a - u'_b},$$

worin u'_a und u'_b die Werthe von u' für r_a und r_b bedeuten. Genauer noch lässt sich die Empfindungsmitte berechnen, wenn man die bei der Methode der richtigen und falschen Fälle (4) zu erörternden Fehlerprincipien anwendet. Es geht dann das Verfahren in eine Combination der Methode der mittleren Abstufungen mit der Methode der richtigen und falschen Fälle über. (Siehe unten.)

Bei beiden hier erwähnten Verfahrungsweisen ist, wenn die verglichenen Reize, wie es bei Lichtversuchen der Fall sein kann, gleichzeitig einwirken, die Raumlage, wenn die Reize successiv einwirken, wie bei Schallversuchen, die Zeitlage in der bei der vorigen Methode besprochenen Weise zu variiren, um durch Mittelziehung die aus der Raum- und Zeitlage entspringenden Fehler zu eliminiren. Um eine quantitative Bestimmung der Sicherheit der Beobachtungen zu gewinnen, sind überdies der mittlere variable Fehler des einzelnen Versuchs sowie die von der Raum- und Zeitlage abhängigen constanten Fehler in der bei der folgenden Methode (3) angeführten Weise zu berechnen[1].

Mit der Methode der mittleren Abstufungen steht die von JUL. MERKEL angewandte Methode der doppelten Reize in nahem Zusammenhang. Man lässt bei derselben einen Reiz R einwirken und sucht denjenigen Reiz R_1 auf, der einer doppelt so starken Empfindung entspricht. Zur Auffindung dieses Reizes R_1 bedient man sich des Verfahrens der Minimaländerungen. Die Methode unterscheidet sich jedoch darin von allen andern, dass sie neben der unmittelbaren Schätzung von Empfindungsintensitäten noch Associationen mit früheren bekannten Eindrücken zu Hülfe nimmt. Denn wir können selbstverständlich erst durch Erfahrung uns die Kenntniss solcher Empfindungen verschafft haben, die wir zu einander in das Verhältniss von 1 : 2 bringen; und es ist wahrscheinlich, dass sich hierbei die Association bestimmter Empfindungsverhältnisse an diejenige der entsprechenden Reizverhältnisse geknüpft hat. Wir werden also z. B. zwei Druckempfindungen als im Verhältnisse 1 : 2 stehend auffassen, wenn wir aus Erfahrung wissen, dass die erste durch ein Gewicht 1, die zweite durch ein Gewicht 2 erzeugt wird. Solche Associationen werden dann aber allerdings wohl von gegebenen Empfindungsstärken auf andere des nämlichen Sinnesgebiets übertragen werden können. Fassen wir also, durch

[1] LEHMANN, Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 502. ANGELL, ebend. Bd. 7, 1892, S. 443 ff. MERKEL, ebend. Bd. 7, 1892, S. 613 ff. Bd. 8, 1893, S. 126 ff.

directe Association der Empfindungen E_1 und E_2 mit den Reizen R_1 und R_2, entsprechend dem bekannten Verhältnisse $R_1 : R_2 = 1 : 2$ das Verhältniss $E_1 : E_2 = 1 : 2$ auf, so werden wir zwei andere Empfindungen E' und E'', bei denen uns die Reize unbekannt sind, in das nämliche Verhältniss bringen können, indem wir $E' : E''$ als entsprechend $E_1 : E_2$ auffassen. Hiernach steht diese Methode unter so verwickelten psychologischen Bedingungen, dass sie bei der Untersuchung der Empfindungsintensität jedenfalls nur mit Vorsicht verwendet werden kann. Auch wird es vielen Beobachtern nicht möglich, überhaupt ein sicheres Urtheil über »doppelte Empfindungen« abzugeben[1].

3. Die Methode der mittleren Fehler. Sucht man einem gegebenen Reize r einen anderen r' gleich zu machen, so wird im allgemeinen r' größer oder kleiner als r sein und demnach der begangene Fehler $F = r' - r$ einen positiven oder negativen Werth haben. Aus m in gleicher Zeit- und Raumlage angestellten Versuchen erhält man als arithmetisches Mittel der einzelnen F (ohne Rücksicht auf deren Vorzeichen) den rohen mittleren Fehler F_m. Hieraus erhält man dann, wenn die Fehler der einzelnen Versuche mit F_1, F_2, F_3 ... bezeichnet werden, die einzelnen reinen variabeln Fehler $f_1 = F_m - F_1$, $f_2 = F_m - F_2$, $f_3 = F_m - F_3$ . . . und als Mittel derselben den variabeln mittleren Fehler f_m, dessen Werth der Unterschiedsempfindlichkeit reciprok ist. Das algebraische (mit Rücksicht auf das Vorzeichen gezogene) Mittel der einzelnen Differenzen $r' - r = \pm F$ ergibt ferner, da in diesem Fall durch die Mittelziehung der variable Fehler eliminirt wird, den constanten mittleren Fehler C_m. Dieser zerfällt im allgemeinen wieder in zwei Bestandtheile: in einen scheinbaren constanten Fehler C_s, welcher von der Raum- und Zeitlage herrührt und daher durch die angemessene Combination von Versuchen verschiedener Raum- und Zeitlage eliminirt werden kann, und in den wahren oder eigentlichen constanten Fehler C, welcher nach Beseitigung des vorigen als Differenz $C_m - C_s = C$ zurückbleibt[2]. Dieser eigentliche constante Fehler C gibt an, um wie viel, je nach seinem positiven oder negativen Vorzeichen, der gegebene Reiz r überschätzt oder unterschätzt worden ist. Er entspricht also der bei der Methode der Minimaländerungen gewonnenen Schätzungsdifferenz $\varDelta$, doch muss er wegen der verschiedenen Bedingungen des Versuchs kleiner als $\varDelta$ sein. Für die Aufsuchung des dem Reize r gleich erscheinenden Reizes r' kann man nun zwei Verfahrungsweisen anwenden: ein unmittelbares und ein mittelbares. Bei dem unmittelbaren Verfahren wird der Vergleichsreiz r' so lange stetig hin und her verschoben, bis man den Punkt vollkommenster scheinbarer Gleichheit mit r gefunden hat. Bei dem mittelbaren Verfahren geht man zuerst von einem Punkt $r' < r$ aus und vergrößert r' stetig, bis es $= r$ erscheint, dann geht man in einem zweiten Versuch von einem Punkte $r' > r$ aus und verkleinert es nun bis zu $r' = r$. Hierdurch gewinnt man zwei Werthe des variabeln mittleren Fehlers: fm' und fm''. Beide werden in einer gleichen und hinreichend großen Zahl von Versuchen getrennt bestimmt und daraus das Mittel $fm = {}^1/_2 \sqrt{fm'^2 + fm''^2}$ berechnet, welcher

[1] Merkel, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 545. Bd. 5, 1889, S. 515.

[2] Rücksichtlich einiger Modificationen und mathematischer Hülfsoperationen des Verfahrens vgl. Fechner, Revision, S. 104, und Poggendorfs Annalen, Jubelband, S. 66, sowie Jul. Merkel, Philos. Stud. Bd. 9, 1894, S. 73, 176, 400.

Gleichung, falls fm' und fm'' wenig verschieden sind, das arithmetische Mittel $fm = \frac{fm' + fm''}{2}$ substituirt werden kann. Ebenso müssen scheinbare und eigentliche constante Fehler zunächst für jede Abstufungsrichtung besonders bestimmt und dann aus ihnen das Mittel genommen werden. Unbedingtes Erforderniss ist hierbei stets, dass die Versuche in sehr großer Zahl, und dass sie für jede in Vergleich zu ziehende Versuchsgruppe in gleich großer Zahl ausgeführt werden, da der mittlere und der wahrscheinliche Fehler wF, dessen Bestimmung in der S. 478 angegebenen Weise erfolgt, von der Anzahl der Beobachtungen abhängig sind. Die Bestimmung des constanten Fehlers C ist überdies nur dann möglich, wenn wF wesentlich kleiner als C ist.

Zur Anwendung des unmittelbaren Verfahrens bei der Methode der mittleren Fehler sind übrigens zwei Bedingungen erforderlich: 1) es muss eine stetige, keine bloß sprungweise Abstufung der Reize möglich sein, und 2) es muss eine Selbsteinstellung des Vergleichsreizes von Seiten des Beobachters stattfinden können. Beide Bedingungen treffen am besten zu beim Gesichtssinn, und zwar nicht nur bei Intensitäts- und Qualitätsuntersuchungen, sondern insbesondere auch bei Versuchen über das räumliche Augenmaß. (Vgl. Abschn. III, Cap. XIV.) Ebenso ist die erste jener Bedingungen vollständig, die zweite wenigstens in einem gewissen Grade erfüllt bei Zeitsinnversuchen, wenn man die letzteren so ausführt, dass eine erste Zeitstrecke gegeben ist und eine zweite von dem Beobachter durch willkürliche Begrenzung ihr gleich gemacht wird; immerhin ist hierbei die nachträgliche Correctur eines unmittelbar wahrgenommenen und also nicht unter die variabeln Fehler der Methode zu rechnenden Beobachtungsfehlers nicht möglich, wie bei den Augenmaßversuchen. Solche unmittelbar als Fehlversuche constatirte Beobachtungen müssen daher, wenn die Methode brauchbar bleiben soll, bei der Berechnung außer Betracht bleiben. In allen andern Fällen ist nur das mittelbare Verfahren anwendbar. Auch für dieses muss aber die Bedingung erfüllt sein, dass die Abstufung der Reize stetig oder mindestens in kleinen Stufen vorgenommen werden könne. Dies trifft nun im allgemeinen für die nämlichen Gebiete zu, für die auch eine Selbsteinstellung des Vergleichsreizes ausführbar ist. Welches der beiden möglichen Verfahren, das unmittelbare oder das mittelbare, hier vorzuziehen sei, bedarf aber noch der experimentellen Prüfung.

4. Die Methode der richtigen und falschen Fälle, oder, wie sie abkürzend genannt wird, der r- und f-Fälle. Wenn man zwei Reize i und i_1, deren Unterschied klein genug ist, dass sie mit einander verwechselt werden können, auf ein Sinnesorgan, je nach den Functionsbedingungen desselben entweder simultan oder successiv, einwirken lässt, so wird im einzelnen Fall entweder 1) $i_1 > i$ oder 2) $i > i_1$ oder 3) $i_1 = i$ geschätzt werden können. Ist nun in Wirklichkeit $i_1 > i$, so wird der Fall 1 als ein richtiger (r), 2 als ein falscher (f) und 3 als ein Gleichheitsfall (g) oder auch als ein zweifelhafter (z) bezeichnet[1]. Da die Methode auch dann angewandt werden

[1] Der Ausdruck »zweifelhafte Fälle« (z), den FECHNER für alle zwischen $i_1 > i$ und $i > i_1$ gelegenen Schätzungen einführte, ist, wie zuerst F. BOAS (PFLÜGERS Archiv, Bd. 26, 1881, S. 494) bemerkte, nicht zutreffend, weil bei den in Rede stehenden Fällen in der Regel das Urtheil nicht zweifelhaft ist, sondern mit voller Sicherheit auf gleich lautet. Allerdings kommen auch gelegentlich Fälle wirklichen Zweifels vor, wo dann das Urtheil zwischen den drei Fällen $i_1 > i$, $i > i_1$ und $i_1 = i$ schwankt. Da aber

kann, wenn $i_1 = i$ ist, so würde man angemessener das Urtheil $i_1 > i$ als einen positiven, $i > i_1$ als einen negativen und $i_1 = i$ als einen Gleichheits- oder Nullfall bezeichnen können. Behalten wir aber die einmal eingeführten Bezeichnungen bei, so dürfen dieselben nicht mit den logischen Begriffen des Richtigen, Falschen und Zweifelhaften verwechselt werden. Vielmehr sind jene Bezeichnungen der Urtheile vollkommen analog den Gegensätzen des Positiven und Negativen in der Anwendung auf entgegengesetzte Raumstrecken oder andere reale Gegensätze zu denken. Um aus der Vertheilung der Fälle r, f, g Schlüsse ziehen zu können, muss unter allen Umständen die Zahl der Beobachtungen eine sehr große sein.

Für die rechnerische Behandlung der so gewonnenen Zahlen r, f und g hat zunächst FECHNER folgende Grundsätze aufgestellt. Hat man bei den Reizen i und i_1, deren Unterschied D nur sehr klein sein darf, eine große Zahl von Fällen r, f und g gewonnen, so werden die Fälle g zwischen r und f halbirt, indem man annimmt, dass bei ihnen die Wahrscheinlichkeit der beiden Urtheile $i_1 > i$ und $i > i_1$ gleich groß sei. Man hat also dann der weiteren Verwerthung nur noch richtige Fälle $r' = r = \frac{g}{2}$ und falsche Fälle $f' = f + \frac{g}{2}$ zu Grunde zu legen. Geht man von dem Fall objectiver Gleichheit der beiden Reize, $i_1 = i$, aus, so ist hier offenbar an sich die Wahrscheinlichkeit für das Urtheil $i_1 > i$ ebenso groß wie die für das Urtheil $i > i_1$. Man wird also aus einer großen Zahl n von Versuchen $r' = f' = \frac{1}{2} n$ erhalten. Lässt man dagegen $i_1 > i$ werden, so wird die Anzahl der Fälle r' zu- und die der Fälle f' abnehmen, bis schließlich nach Ueberschreitung der Unterschiedsschwelle $r' = n$ wird. Der Reizunterschied $i_1 - i = D$ wird demnach von vornherein so zu wählen sein, dass das Intervall zwischen $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ und $\frac{r'}{n} = 1$ eingehalten wird. In diesem Intervall wird für jeden Werth von D $\frac{r'}{n}$ um dieselbe Größe C zunehmen, um welche $\frac{f'}{n}$ abnimmt, so dass allgemein die Beziehungen gelten:

$$\frac{r'}{n} = \frac{1}{2} + C, \quad \frac{f'}{n} = \frac{1}{2} - C.$$

Hierin ist $C = 0$, sobald $D = 0$ wird, und es erreicht seinen Maximalwerth $\frac{1}{2}$, sobald $D > S$ wird, wenn wir unter S die Unterschiedsschwelle verstehen. Zwischen diesen beiden Grenzen kann vorausgesetzt werden, dass C nach demselben Gesetze von D abhängig sei, nach welchem gemäß der Wahrscheinlichkeitstheorie die relative Möglichkeit eines Beobachtungsfehlers mit dessen Größe sich ändert. Dieser Voraussetzung entspricht die GAUSS'sche Formel

$$C = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{hD=t} e^{-t^2} \, dt,$$

diese Fälle, die offenbar den Gleichheitsfällen nicht gleichwerthig sind, von Anfang an selten auftreten und mit der zunehmenden Uebung ganz verschwinden, so kann die besondere Behandlung derselben dahingestellt bleiben. Wo sie vorkommen, können sie zu den Gleichheitsfällen gezählt werden. Vgl. hierzu JUL. MERKEL, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 126 ff.

in welcher e die Basis der natürlichen Logarithmen und h das GAUSS'sche Präcisionsmaß bedeutet. Nimmt man nun an, dass das letztere der Unterschiedsempfindlichkeit proportional sei, so lassen sich, sobald nur die zu einem gegebenen Verhältniss $\frac{r'}{n}$ gehörigen Werthe von t bekannt sind, die Quotienten $\frac{t}{D} = h$ als Maße der Unterschiedsempfindlichkeit betrachten. Statt also, wie oben (S. 474) angegeben, denjenigen Werth D als reciprokes Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu benutzen, welchem ein constantes Verhältniss $\frac{r}{n}$ entspricht, kann man mit Hülfe der gedachten Annahme ein beliebiges zwischen 0 und S gelegenes D nehmen und dann das ihm entsprechende Präcisionsmaß h als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit verwenden. Zu diesem Behuf bedient man sich der zu den praktischen Zwecken der Fehlerausgleichung berechneten Tabellen zusammengehöriger Werthe von C und t oder einfacher der hieraus von FECHNER berechneten zusammengehörigen Werthe von $\frac{r}{n}$ und t, wie sie in der folgenden Tabelle wiedergegeben sind[1]. Mittelst dieser Tabelle

Fundamental-Tabelle der Methode der richtigen und falschen Fälle.

$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.	$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.	$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.
0,50	0,0000	177	0,71	0,3913	208	0,91	0,9481	455
0,51	0,0177	178	0,72	0,4121	212	0,92	0,9936	500
0,52	0,0355	177	0,73	0,4333	216	0,93	1,0436	558
0,53	0,0532	178	0,74	0,4549	220	0,94	1,0994	637
0,54	0,0710	180	0,75	0,4769	225	0,95	1,1631	748
0,55	0,0890	178	0,76	0,4994	230	0,96	1,2379	918
0,56	0,1068	179	0,77	0,5224	236	0,97	1,3297	1225
0,57	0,1247	181	0,78	0,5460	242	0,98	1,4522	1928
0,58	0,1428	181	0,79	0,5702	249	0,99	1,6450	∞
0,59	0,1609	182	0,80	0,5951	257	1,00	∞	
0,60	0,1791	184	0,81	0,6208	265			
0,61	0,1975	185	0,82	0,6473	274			
0,62	0,2160	187	0,83	0,6747	285			
0,63	0,2347	188	0,84	0,7032	297			
0,64	0,2535	190	0,85	0,7329	310			
0,65	0,2725	192	0,86	0,7639	326			
0,66	0,2917	194	0,87	0,7965	343			
0,67	0,3111	196	0,88	0,8308	365			
0,68	0,3307	199	0,89	0,8673	389			
0,69	0,3506	202	0,90	0,9062	419			
0,70	0,3708	205						

[1] Elemente, Bd. 1, S. 108. Revision, S. 66. Bei Benutzung der oben geschilderten

gewinnt man aus der Gleichung $h = \frac{t}{D}$ das Präcisionsmaß h, welches der Unterschiedsempfindlichkeit direct proportional gesetzt werden kann. Einen der Unterschiedsschwelle analogen Werth haben außerdem G. E. MÜLLER und, ihm folgend, FECHNER durch die Betrachtung der Gleichheits- oder g-Fälle zu gewinnen gesucht. Diese Fälle lassen sich nämlich betrachten als einem Gebiete der Empfindungen angehörig, das zwischen $i_1 > i$ und $i_1 < i$ mitten inne liegt. Nennen wir dies ganze Gebiet T, so wird ein bestimmter Punkt inmitten desselben als derjenige anzunehmen sein, welchem die aus der Vertheilung der r, f und g hervorgehende ideale Gleichheit der Empfindungen i_1 und i entspricht. Bezeichnen wir den über diesem Gleichheitspunkte liegenden Theil von T mit S_I, den darunter liegenden mit S_{II}, so entspricht der Strecke S_I eine Abnahme von D um einen der Größe S_I äquivalenten Werth, ebenso der Strecke S_{II} eine dieser entsprechende Zunahme von D. Im ersten Falle wird aber gleichzeitig $\frac{r'}{n}$ um $\frac{g}{2}$ abnehmen, im zweiten wird es um $\frac{g}{2}$ zunehmen. Man erhält also für die Beziehung der gedachten Größen $D - S_I$ und $D + S_{II}$ zu den r- und g-Fällen die Gleichungen:

$$1)\quad \frac{r' - \frac{g}{2}}{n} = \frac{r}{n} = \frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{h(D-S_I) = t_I} e^{-t^2}\, dt$$

$$2)\quad \frac{r' + \frac{g}{2}}{n} = \frac{r+g}{n} = \frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{h(D+S_{II}) = t_{II}} e^{-t^2}\, dt.$$

Aus den Beziehungen $t = hD$, $t_I = h(D - S_I)$, $t_{II} = h(D + S_{II})$ ergibt sich:

$$3)\quad S_I = \frac{t - t_I}{t} \,.\, D\,, \qquad S_{II} = \frac{t_{II} - t}{t} \,.\, D\,, \qquad T = \frac{t_{II} - t_I}{t} \,.\, D\,.$$

Die Werthe S_I und S_{II} werden von FECHNER als Partialschwellen, T als Totalschwelle definirt. Sie lassen sich berechnen, wenn man die Quotienten $\frac{r'}{n}$, $\frac{r}{n}$ und $\frac{r+g}{n}$ bestimmt, in der Fundamentaltabelle die ihnen entsprechenden t-Werthe aufsucht, welche dann mit t, t_I und t_{II} zu bezeichnen und in die Formeln 3 einzusetzen sind. Unter den so gewonnenen Werthen würden die Partialschwellen S_I und S_{II} der gewöhnlichen, nach der Methode der Minimaländerungen erhaltenen Unterschiedsschwelle in ihrer Bestimmungsweise am nächsten verwandt, wenn auch wegen der abweichenden Bedingungen der Methode keineswegs mit ihr identisch sein. Diese Schwellenbestimmung mittelst der Methode der r- und f-Fälle begegnet jedoch aus experimentellen Gründen Bedenken, die eine Benutzung derselben nicht räthlich erscheinen

---

FECHNER'schen Rechnungsmethode ist an Stelle von r in der folgenden Fundamentaltabelle unmittelbar der reducirte Werth r' anzuwenden. Eine ausführlichere, auch für andere statistische Abzählungsmethoden brauchbare Tabelle des GAUSS'schen Fehlerintegrals ist von BRUNO KÄMPFE berechnet worden (Philos. Stud. Bd. 9, 1894, S. 145).

lassen. Die Erfahrung zeigt nämlich, dass die Zahl der g-Fälle, je nachdem das bei der Methode angewandte Verfahren ein wissentliches oder ein unwissentliches ist, sehr bedeutende Unterschiede und Schwankungen darbietet. Wissentlich nennt man aber das Verfahren, wenn der Beobachter, der die Empfindungsurtheile abzugeben hat, in jedem einzelnen Fall weiß, welcher der beiden Reize der stärkere, und welcher der schwächere sei; unwissentlich nennt man es, wenn ihm beides unbekannt bleibt. Zum wissentlichen Verfahren ist man im allgemeinen gezwungen, wenn der Beobachter selbst experimentirt, d. h. die Reize auf sich selbst einwirken lässt; das unwissentliche kann man anwenden, wenn Beobachter und Experimentator verschiedene Personen sind. Nun stellte BRUNO KÄMPFE[1] bei der experimentellen Prüfung der Methode fest, dass die g-Fälle nur bei dem wissentlichen Verfahren die zur Schwellenbestimmung erforderliche constante Vertheilung darbieten, während sie sich bei dem unwissentlichen ganz unregelmäßig verhalten. Da aber das unwissentliche Verfahren an und für sich wegen der Vorurtheilslosigkeit des Beobachters vorzuziehen ist, und da sich dieser Vorzug auch in der größeren Constanz des Präcisionsmaßes verräth, so ist damit der Werth dieser einseitig auf die g-Fälle gegründeten Schwellenbestimmung überhaupt in Frage gestellt. Augenscheinlich sind die zur Berechnung der Werthe S_I und S_{II} benutzten g-Fälle nicht bloß von der Unterschiedsempfindlichkeit, sondern außerdem von andern je nach der Methode wechselnden Bedingungen des Bewusstseins, wie der Kenntniss der wirklichen Reizverhältnisse, dem Zustand der Erwartung u. a., abhängig, so dass jene Werthe zwar in gewissen Fällen den eigentlichen Schwellenwerthen parallel gehen, niemals aber ihnen entsprechen werden. Auch spricht gegen diese Art der Schwellenbestimmung schon der Umstand, dass bei ihr durchweg Größen gefunden werden, die von den mittelst der Methode der Minimaländerungen direct gefundenen Schwellenwerthen sehr erheblich abweichen. Es liegt eben in dem Charakter dieser beiden Methoden, dass, wie bei der einen die Unterschiedsschwelle, so bei der andern das Präcisionsmaß als das für die Empfindungsmessung zu verwerthende Hülfsmittel sich darbietet. Die Bedenken, die in dieser Beziehung früher von G. E. MÜLLER[2] gegen die Verwendung des Präcisionsmaßes geltend gemacht wurden, haben sich experimentell nicht bestätigt.

Wohl aber lassen sich gegen die der Betrachtungsweise FECHNERS zu Grunde liegende Behandlung der Gleichheitsfälle gerechte Bedenken erheben. Die gleiche Vertheilung derselben unter r und f wird nämlich nur so lange für zulässig gelten können, als der Reizunterschied D nur sehr wenig von null verschieden ist. Diese Bedingung ist jedoch im allgemeinen nicht erfüllt. Um zu einer richtigeren Verwerthung der g-Fälle zu gelangen, schlug daher G. E. MÜLLER vor, sie nicht gleichmäßig zwischen r und f zu halbiren. Vielmehr denkt er sich dieselben um den vorhin definirten Gleichheitspunkt inmitten der Strecke T gleichmäßig auf beiden Seiten vertheilt. Unter dieser Voraussetzung ist $S_I = S_{II} = \frac{T}{2}$, welchen Werth MÜLLER mit S bezeichnet und als die Unterschiedsschwelle betrachtet. Drückt man S direct in t_I und t_{II} aus, so erhält man dann die Gleichung:

[1] Philos. Stud. Bd. 8, 1893, S. 511 ff.
[2] Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 33 ff.

$$4)\ S = \frac{t_{II} - t_I}{t_I + t_{II}} D.$$

Die Auffassung MÜLLERS führt demnach zu einer gesonderten Behandlung der Fälle r, f und g, und sie führt zu Formeln für $\frac{r}{n}$, $\frac{f}{n}$ und $\frac{g}{n}$, welche an Stelle des Productes hD in der GAUSS'schen Formel (S. 483) sogleich die Producte $h\,(D - S)$ und $h\,(D + S)$ enthalten, analog den obigen Formeln 1 und 2. MÜLLER selbst hat übrigens von der in dieser Ableitung enthaltenen veränderten Auffassung des Gebiets der g-Fälle nur Gebrauch gemacht, um der Verwendung des Präcisionsmaßes h als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu entgehen und statt dessen direct die der Unterschiedsschwelle analoge Größe S zu benutzen[1].

Erst JUL. MERKEL suchte die verbesserte Vertheilung der Gleichheitsfälle zu verwerthen, um vor allem eine richtigere Bestimmung des Präcisionsmaßes, das er als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit festhält, zu gewinnen. Auch bei ihm besteht die Vertheilung darin, dass nicht die Summe der g-Fälle, sondern das aus dem GAUSS'schen Gesetz sich ergebende Gebiet, in welchem jene vorkommen, halbirt wird, worauf dann die der Hälfte dieses Gebietes entsprechenden g-Fälle den richtigen Fällen zuzurechnen sind. Diese Vertheilung fällt mit der FECHNER'schen nur dann vollkommen zusammen, wenn $D = 0$ ist, weil nur dánn die Wahrscheinlichkeit, dass ein Gleichheitsurtheil richtig oder falsch sei, gleich groß ist. Ist dagegen D nicht $= 0$, so wächst damit auch die Wahrscheinlichkeit, dass ein Fall g einem richtigen Fall näher als einem falschen liege. Demgemäß benutzt MERKEL die oben angegebenen FECHNER'schen Umformungen 1) und 2) des GAUSS'schen Integrals für $\frac{r}{n}$ und $\frac{r+g}{n}$, sucht in der Fundamentaltabelle (S. 484) zuerst den Werth t_I für $\frac{r}{n}$, dann t_{II} für $\frac{r+g}{n}$ und nimmt aus beiden Werthen das arithmetische Mittel. Sucht man zu dem so erhaltenen Werthe $\frac{t_I + t_{II}}{2}$ das zugehörige Verhältniss $\frac{r'}{n}$ auf, so ist $n\left(\frac{r'}{n} - \frac{r}{n}\right) = r' - r = g'$ d. h. gleich der Anzahl der Gleichheitsfälle, die zu den richtigen hinzugezählt werden müssen. Die aus den Formeln 1), 2) und 4) zu berechnende mittlere Schwelle S, welche von MÜLLER als Unterschiedsschwelle betrachtet worden ist, erklärt MERKEL für hierzu ungeeignet, weil sich der Werth derselben mit D verändert. Hiermit stimmen auch die Ergebnisse von KÄMPFE überein, der die relative Zahl der g-Fälle überhaupt so veränderlich fand, dass an eine andere Verwerthung derselben als an eine solche durch passende Vertheilung auf die r- und f-Fälle nicht zu denken ist. Um die obere und untere Schwelle S_o und S_u zu bestimmen, geht daher MERKEL auf die Vertheilung der positiven und negativen Fehler zurück. Wird das Intervall der ersteren mit C, das der letzteren mit c bezeichnet, so ist dann für eine Reizstärke i:

$$5)\ S_o = i\frac{S}{i - c}, \quad S_u = i\frac{S}{i + C + D}$$

[1] G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 36 ff. PFLÜGERS Archiv, Bd. 19, 1879, S. 191. Hierzu FECHNER, Revision, S. 84 ff.

oder annäherungsweise:

$$5\text{a}) \quad S_o = \frac{2iS}{2i + D - S}, \quad S_u = \frac{2iS}{2i + D + S}.$$

Die mittlere Schwelle S (in Gleichung 4) kann hiernach nur indirect zur Prüfung der Unterschiedsempfindlichkeit dienen, indem man sie nämlich in die Ausdrücke 5) oder 5a) für die obere und untere Schwelle einführt. Auch gegen diese Schwellenbestimmung gelten jedoch die oben hervorgehobenen Bedenken, da auch sie von den g-Fällen abhängt. Es bleibt somit nur das Präcisionsmaß h in der ihm schon von FECHNER zugeschriebenen Bedeutung einer Größe, die der absoluten Unterschiedsempfindlichkeit proportional ist. Doch muss es, um die richtige Vertheilung der g-Fälle zur Geltung zu bringen, nicht aus $\frac{t}{D}$, sondern nach MERKELS Vorgang aus der Gleichung $h = \frac{t_I + t_{II}}{2D}$ berechnet werden. Für den besonderen Fall einer Constanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit muss dann schließlich die Bedingung erfüllt sein:

$$6) \quad h\sqrt{2i(i \pm D) + D^2} = \text{const.},$$

welche, wenn $D = 0$ oder im Verhältniss zu i sehr klein ist, übergeht in

$$6\text{a}) \quad h \,.\, i = \text{const.}$$

Ihr tritt unter der Voraussetzung, dass die regelmäßige Vertheilung der g-Fälle zur Bestimmung der Werthe S_o und S_u sich eignet, noch die andere

$$7) \quad \frac{S_o + i}{i} = \frac{i}{i - S_u} = \text{const.}$$

zur Seite. Diese Gleichungen entsprechen den bei der Methode der Minimaländerungen für den gleichen Fall abgeleiteten Bedingungen $\frac{\Delta}{r} = \text{const.}$ und $\frac{r_o}{r} = \frac{r}{r_u} = \text{const.}$

Auch die Methode der richtigen und falschen Fälle fordert eine sorgfältige Elimination der von der Zeit- und eventuell auch von der Raumlage abhängigen constanten Fehler, indem man die Versuche bei allen möglichen Zeit- und Raumlagen anstellt und aus den sämmtlichen so gewonnenen Ergebnissen das Mittel zieht. Führt man z. B. die Versuche bei einer aufsteigenden Reihenfolge $i_1, i_2, i_3 \ldots\ldots$ der Reize aus, so entsteht ein Zeitfehler, der durch eine gleiche Anzahl unter sonst gleichen Bedingungen in der umgekehrten Reihenfolge ausgeführter Versuche $\ldots\ldots i_3, i_2, i_1$ compensirt werden kann. Lässt man ferner von den verglichenen Reizen i und i_1 den ersten i auf eine Stelle a, den zweiten i_1 auf eine Stelle b eines Sinnesorgans, z. B. der Haut, einwirken, so entsteht ein Fehler der Raumlage, der durch Versuche mit der entgegengesetzten Raumlage ib und i_1a zu eliminiren ist. Kommen verschiedene Zeit- und Raumlagen neben einander vor, so müssen alle möglichen Combinationen derselben in verschiedenen Versuchsreihen durchgeführt und für jede vermittelst der Fundamentaltabelle der Werth

t bestimmt werden. Erhält man z. B. für 4 Combinationen die Werthe t_1, t_2, t_3, t_4, so ergibt sich das Präcisionsmaß aus der Gleichung

$$\frac{t_1 + t_2 + t_3 + t_4}{4} = hD$$ [1].

Als eine Modification der Methode der richtigen und falschen Fälle ist die von MERKEL eingeführte Methode der Gleichheits- und Ungleichheitsfälle zu betrachten. Dieselbe besteht in folgendem Verfahren: Nachdem mittelst der Methode der Minimaländerungen zwei eben merklich verschiedene Reizstärken i und i_1 gefunden sind, lässt man dieselben in einer großen Zahl von Versuchen in unregelmäßig wechselnder Reihenfolge einwirken und entscheidet in jedem einzelnen Fall, ob die Reize gleich oder ungleich erscheinen. Auf die so gewonnenen Ungleichheitsfälle (u) und Gleichheitsfälle (g) lassen sich nun die nämlichen Betrachtungsweisen anwenden wie auf die r-, f- und g-Fälle der obigen Methode, indem die u- als entsprechend den r-Fällen, die g- als entsprechend den f- und g-Fällen derselben betrachtet werden. Für den Ebenmerklichkeitspunkt besteht dann die Bedingung $u = g = \frac{n}{2}$. Hiernach geht diese Methode unmittelbar aus der obigen hervor, wenn der Reizunterschied D so groß wird, dass die f-Fälle verschwinden. Sobald aber falsche Ungleichheitsfälle in erheblicher Zahl auftreten, wird sie unanwendbar oder führt von selbst in die Methode der r- und f-Fälle über[2]. Von der letzteren unterscheidet sie sich dadurch, dass sie eine exacte Bestimmung des Ebenmerklichkeitspunktes zulässt, während die bei jener ermittelte Schwelle dagegen eine solche des Gleichheitspunktes, d. h. desjenigen Punktes, bei welchem der Unterschied nicht mehr merklich ist, ergibt. Demgemäß ergänzen sich beide Methoden in dem Sinne, dass die Schwelle der u- und g-Methode dem entfernteren Punkte ($r' > r$ oder $r' < r$) der Minimaländerungen (S. 476), die Schwelle der r- und f-Methode dagegen dem näheren Punkte ($r' = r$) derselben annähernd entsprechen wird. Eine Identität dieser Werthe ist jedoch wegen der Verschiedenheit des Verfahrens in beiden Fällen nicht zu erwarten; auch unterliegt die Möglichkeit der Schwellenbestimmung hier stets den oben (S. 486) angeführten Bedingungen in Bezug auf die Zahl und Vertheilung der g-Fälle. Für die Bestimmung und Verwerthung des Präcisionsmaßes h gelten in beiden Fällen die nämlichen Regeln.

Schließlich lässt sich noch, wie MERKEL gezeigt hat, das GAUSS'sche Fehlergesetz auf die Methode der mittleren Abstufungen anwenden, wodurch eine Combination derselben mit der Methode der r- und f-Fälle entsteht. Sind nämlich R_o und R_u die zwei in einem bestimmten Abstand befindlichen Reize, zwischen denen ein als die Empfindungsmitte erscheinender Reiz R_m gesucht wird, und bezeichnet man die bei einem willkürlich zwischen R_u und R_o gewählten Reiz $R_o + D_1$ eintretenden Schätzungen mit u, o und g, wobei u eine Schätzung unter der Mitte, o eine solche über derselben und g eine Mittenschätzung bezeichnet, so werden die Fälle g genau so wie die g

---

[1] FECHNER, Revision, S. 130 ff. Ueber die Berechnung der Größe der constanten Fehler vgl. MERKEL, Philos. Stud. Bd. 7, 1892, S. 603 ff.

[2] MERKEL, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 258. Bd. 7, 1892, S. 606 ff.

bei der r- und f-Methode zu betrachten sein, während, wenn z. B. $R_u + D_1$ unter der Mitte ist, die u- analog den r-, die o- analog den f-Fällen behandelt werden können. Damit wird die GAUSS'sche Formel und die ihr entsprechende Fundamentaltabelle auf dieselben anwendbar. Man hat dabei nur nöthig, bei zwei Reizunterschieden $R_u + D_1$ und $R_u + D_2$ Versuche auszuführen, zu den in jeder Versuchsreihe gewonnenen $\frac{u}{n}$ und $\frac{u+g}{n}$ das zugehörige t in der Fundamentaltabelle aufzusuchen und daraus das Mittel zu nehmen. Bezeichnen wir dieses Mittel für den Reizunterschied D_1 mit t_1, für D_2 mit t_2, so ist dann, falls das Präcisionsmaß h in beiden Reihen annähernd constant geblieben ist,

$$R_m = R_u + \frac{t_2 D_1 - t_1 D_2}{t_2 - t_1}.$$

Die Anwendung dieses Verfahrens bietet den großen Vortheil, dass sie streng genommen schon bei der Anwendung von nur zwei Reizunterschieden D_1 und D_2 die Auffindung des der Empfindungsmitte entsprechenden Reizes gestattet, wodurch sie zugleich wegen der größeren Zahl auf diese Reizunterschiede fallender Einzelversuche eine vollkommenere Fehlerelimination möglich macht. Immerhin ist, da bei der Anwendung nur weniger Intervalle leicht eine Gewöhnung an dieselben und durch diese eine Festsetzung des Urtheils eintreten kann, die Anwendung zahlreicher D und demnach die Combination mit dem Verfahren der unregelmäßigen Variation des mittleren Reizes räthlich[1].

Unter den erörterten vier Fundamentalmethoden ist die Methode der Minimaländerungen darin allen anderen überlegen, dass sie erstens in einer verhältnissmäßig kleinen Zahl von Versuchen brauchbare Ergebnisse liefert, und dass zweitens die bei ihr gewonnenen Unterschiedsschwellen hinsichtlich ihrer Deutung keinen andern Zweifeln als eben denjenigen ausgesetzt sind, die über den Begriff der Unterschiedsschwelle überhaupt bestehen können. Dazu kommt, dass immerhin auch bei ihr die Häufung einer größeren Zahl von Beobachtungen und die an diese geknüpfte Fehlerbetrachtung möglich bleibt, so dass sie in dieser Beziehung den sogenannten Fehlermethoden nicht nachzustehen braucht. Für alle in das Gebiet der eigentlichen Empfindungsschätzungen fallenden Probleme ist daher diese Methode unbedingt vor jeder andern zu bevorzugen. Die Methode der r- und f-Fälle ist weit mehr durch die sich an die Fehlervorgänge anschließenden, die Natur der Aufmerksamkeit und ihre Störungen betreffenden Fragen als wegen ihres unmittelbaren Ertrags für die psychologischen Maßbestimmungen von Interesse. In letzterer Beziehung leidet sie namentlich an dem Nachtheil, dass die Bestimmung der Unterschiedsschwelle erst auf Grund einer complicirten und in ihrer Deutung nicht ganz einwandsfreien Rechnung möglich ist. Dazu kommt, dass diese Methode, um den Anforderungen der in ihr zur Anwendung kommenden Principien der Wahrscheinlichkeitstheorie zu genügen, eine sehr große Zahl von Beobachtungen verlangt, wobei wieder wegen der dadurch nöthig werdenden Vertheilung der Beobachtungen über eine lange Zeit die psychologischen Bedingungen der Untersuchung mehr oder minder erhebliche Veränderungen

[1] MERKEL, Philos. Stud. Bd. 7, 1892, S. 613 ff. Bd. 8, 1893, S. 120.

erfahren können. Fehlerfreie Versuche nach der *r*- und *f*-Methode auszuführen ist daher außerordentlich schwierig, und es ist deshalb zu bedauern, dass sich gerade die *r*- und *f*-Methode vielfach einer gewissen Bevorzugung erfreut hat, während man doch meist nicht gleichzeitig darauf bedacht gewesen ist, durch eine hinreichende Zahl von Versuchen den Forderungen der Methode zu genügen. Viele nach ihr ausgeführte Versuche sind leider in Folge dessen unbrauchbar. Aehnliche Anforderungen wie die *r*- und *f*-Methode stellt die Methode der mittleren Fehler. Ihre Anwendung ist zudem insofern eine beschränkte, als bei ihr gefordert ist, eine Empfindung durch stetige Abstufung des zugehörigen Reizes einer andern gleich zu machen, was nur dann einigermaßen einwurfsfrei ausführbar ist, wenn erstens die Reize eine hinreichend stetige Abstufung zulassen, und wenn zweitens die Bedingung, dass der Beobachter selbst die Abstufung des Reizes vornehme, dass also Beobachter und Experimentator dieselbe Person seien, leicht sich erfüllen lässt. Aus diesem Grunde ist denn auch die Methode der mittleren Fehler bis jetzt allein beim Gesichtssinn, bei dem in dieser Beziehung die Verhältnisse am günstigsten sind, zur Anwendung gelangt. Die Methode der mittleren Abstufungen endlich bildet eine wichtige Ergänzung der übrigen Methoden, weil bei ihr allein eine einwurfsfreie Vergleichung größerer, nicht bloß eben merklicher oder untermerklicher Reizintervalle stattfindet. Auch bietet sie unter Zuhülfenahme der von MERKEL eingeführten Uebertragung der Principien der *r*- und *f*-Methode die Möglichkeit einer ebenso sicheren Fehlerelimination wie die letztere.

Bei der Beurtheilung des Werthes einer psychophysischen Maßmethode ist schließlich der Einfluss, den der subjective Zustand der Erwartung bei ihr ausüben kann, von Bedeutung, da eine sichere Elimination der durch diesen Einfluss herbeigeführten Fehler schwierig sein kann. Weiß z. B. ein Beobachter, dass von zwei Reizen *a* und *b* der eine *b* der stärkere ist, so ist er möglicherweise geneigt, ihn auch dann als den stärkeren aufzufassen, wenn nach der unmittelbaren, nicht durch das Urtheil beeinflussten Empfindung dies nicht geschehen würde. Dieser Fehler kann compensirt werden, wenn in zusammengehörigen Versuchsreihen Erwartungseinflüsse von entgegengesetzter Richtung auftreten, wo er in die zu eliminirenden Fehler der Zeitlage eingehen wird. Ist dies nicht der Fall, so gelingt es gleichwohl bei großer Uebung dem Beobachter, seine Aufmerksamkeit ganz auf die zu vergleichenden Empfindungen zu richten und dadurch dem Einfluss der Erwartung zu entgehen; eine objective Elimination des letzteren ist aber dann unausführbar. Nach diesen Gesichtspunkten sind namentlich die Unterschiede des wissentlichen und des unwissentlichen Verfahrens bei den einzelnen Methoden zu beurtheilen. Eine Vergleichung der Fundamentalmethoden lässt dieselben in dieser Beziehung in zwei Gruppen zerfallen: 1) in solche, bei denen ein völlig unwissentliches Verfahren ausgeschlossen, dafür aber eine Compensation der Erwartungseinflüsse möglich ist: Methode der Minimaländerungen und der mittleren Fehler, 2) in solche, bei denen sowohl ein wissentliches wie ein unwissentliches Verfahren möglich, und wo daher das letztere zu bevorzugen ist, um so mehr da hier in vielen Fällen keine objective Elimination des Erwartungsfehlers stattfinden kann: Methode der *r*- und *f*-Fälle. Die Methode der mittleren Abstufungen fällt, je nachdem bei ihr die mittlere Empfindung durch stetige Reizabstufung gefunden oder aus der Beurtheilung einer um die

Mitte vertheilten Reihe von Empfindungen nach der *r*- und *f*-Methode berechnet wird, unter die erste oder zweite dieser Gruppen. Ebenso geht die Minimalmethode selbstverständlich in die zweite Gruppe über, wenn in der oben (S. 478) erwähnten Weise das Abzählungsverfahren bei ihr angewandt wird. Bei der Methode der Minimaländerungen besteht, wenn der Vergleichsreiz r' gegen den Normalreiz r verstärkt wird, ein Erwartungsfehler von negativer Größe, d. h. der Unterschied $r' - r$, bei welchem $r' > r$ erscheint, ist zu klein; geht man nun umgekehrt zu dem Punkt zurück, wo $r' = r$ erscheint, so entsteht ein umgekehrter, positiver Fehler, d. h. die Differenz $r' - r$ ist für diesen Punkt wegen der vorauseilenden Erwartung zu groß. Beide Fehler können sich ausgleichen, wenn man sich bemüht, die Abstufungen immer möglichst gleichförmig vorzunehmen. Aehnlich verhält es sich bei der Methode der mittleren Fehler, vorausgesetzt dass man den Gleichheitspunkt durch allmähliche Abstufung von entgegengesetzten Richtungen her aufsucht. Die Methode der mittleren Abstufungen unterliegt, wenn der mittlere Reiz durch minimale Aenderungen bestimmt wird, den nämlichen Erwartungsfehlern; und da bei ihr die einzelne Schätzung eines größeren Empfindungsintervalls unsicher, also auch von Fehlereinflüssen abhängiger ist, so kann man namentlich bei ihr, je nachdem die Reizunterschiede langsamer oder schneller abgestuft werden, sehr abweichende Resultate erhalten[1]. Am meisten fallen aber die Unterschiede des wissentlichen und unwissentlichen Verfahrens bei der Methode der *r*- und *f*-Fälle ins Gewicht. Hier ist in den bisherigen Versuchen das wissentliche Verfahren nicht selten deshalb bevorzugt worden, weil es dem Beobachter möglich macht, die Versuche an sich selbst auszuführen, indem er willkürlich die Reize i und i_1 wechseln lässt und selbst entscheidet, ob $i > i_1$, $i_1 > i$ oder $i = i_1$ erscheint, daher denn auch FECHNER allgemein das wissentliche Verfahren vorzog. Aber dieser Vorzug gilt doch nur so lange, als andere Beobachter von zureichender Uebung nicht zu Gebote stehen. Ist dies der Fall, so ist dagegen das unwissentliche Verfahren entschieden das bessere, wie KÄMPFE experimentell durch die Vergleichung beider Verfahren bestätigt fand. Dabei fordert freilich das vollständig unwissentliche Verfahren, dass der Beobachter bei jedem einzelnen Versuch nicht nur darüber ungewiss ist, in welcher Reihenfolge die Reize einwirken, sondern auch ob beide objectiv von einander verschieden sind. Die zwei Reize i und i_1 müssen daher in den Einzelversuchen unregelmäßig in den vier Combinationen ii, $i_1 i_1$, ii_1 und $i_1 i$ mit einander wechseln, worauf dann die Fälle ii_1 und $i_1 i$, in denen $D = i_1 - i$ ist, der Rechnung zu Grunde zu legen sind; doch können außerdem die Fälle ii und $i_1 i_1$, in denen $D = 0$ ist, gesondert untersucht werden[2]. Von diesem völlig unwissentlichen ist das zuweilen ebenfalls angewandte halbwissentliche Verfahren wesentlich verschieden, bei welchem der Beobachter zwar den Unterschied der Reize, nicht aber die Reihenfolge kennt, in der sie einwirken. Dieses halbwissentliche Verfahren bringt die Aufmerksamkeit unter besonders ungünstige Bedingungen,

---

[1] F. ANGELL, Philos. Stud. Bd. 7, 1892, S. 443 ff.

[2] VIERORDT, dem das Verdienst der ersten Anwendung solcher objectiver Gleichheitsfälle zukommt, hat für sie den Namen »Vexirversuche« gewählt, ein Ausdruck, der wohl besser durch Nullversuche ersetzt wird, weil er die Vorstellung einer absichtlichen Täuschung des Beobachters erweckt.

da es eine unwillkürliche Tendenz zur Unterdrückung der *g*-Schätzungen mit sich führt; es hat sich daher von allen Verfahren als das ungünstigste erwiesen[1].

2. Die Gesetze der Intensitätsschätzung.

a. Das Weber'sche Gesetz.

Ernst Heinrich Weber fand zuerst für verschiedene Sinnesgebiete die gesetzmäßige Beziehung, dass der Zuwachs des Reizes, der eine eben merkliche Aenderung der Empfindung hervorbringen soll, zu der Reizgröße, zu der er hinzukommt, immer im selben Verhältnisse stehen muss. Hat man z. B. zu einem Gewichte 1 ein Gewicht $^1/_{10}$ zuzulegen, damit der Druckunterschied merklich werde, so muss ein Gewicht 2 um $^2/_{10}$, ein Gewicht 3 um $^3/_{10}$ wachsen, wenn wieder eine minimale Aenderung der Empfindung bemerkt werden soll. Die genauere Anwendung der psychischen Maßmethoden hat diese Beziehung nicht bloß durch die aus dem Weber'schen Verfahren hervorgegangene Methode der Minimaländerungen bestätigt, sondern auch die beiden Fehlermethoden haben im allgemeinen zu entsprechenden Ergebnissen geführt. Bei der Methode der mittleren Fehler ergibt sich so, dass der mittlere variable Fehler, der begangen wird, wenn man einen variirbaren Reiz nach der Empfindung einem andern constant erhaltenen gleich zu machen sucht, stets den nämlichen Bruchtheil des Reizes ausmacht. Es werde z. B., wenn einem Gewicht von der Größe 1 ein anderes gleich gemacht werden soll, ein durchschnittlicher variabler Fehler von $^1/_{10}$ begangen, so beträgt dieser Fehler $^2/_{10}$, wenn das Gewicht = 2 ist, $^3/_{10}$, wenn es = 3 ist, u. s. f. Bei der Methode der richtigen und falschen Fälle findet sich, dass, wenn nach Elimination der Miteinflüsse und nach geeigneter Vertheilung der Gleichheitsurtheile bei der Vergleichung zweier wenig verschiedener Reize das Verhältniss $\frac{r'}{n}$ der richtigen Entscheidungen zur Gesammtzahl der Fälle constant bleiben soll, die beiden verglichenen Reize stets dasselbe Verhältniss zu einander behalten müssen. Angenommen, ein Druck 1 verglichen mit einem Druck $1 + {}^1/_{10}$ gebe ein bestimmtes Verhältniss $\frac{r'}{n}$, so muss der Druck 2 mit $2 + {}^2/_{10}$, 3 mit $3 + {}^3/_{10}$ verglichen werden, damit dasselbe Verhältniss $\frac{r'}{n}$ erhalten bleibe.

Man sieht leicht ein, dass es sich bei diesen Ergebnissen nur um verschiedene Ausdrücke für ein und dasselbe Gesetz handelt. Ein Unterschied je zweier Empfindungen wird als gleich merklich

[1] Kämpfe, Philos. Stud. Bd. 8, 1893, S. 511 ff.

geschätzt, wenn das Verhältniss der Reize das gleiche ist. Oder: Soll in unserer Auffassung die Merklichkeit der Empfindung um gleiche absolute Größen zunehmen, so muss der relative Reizzuwachs constant bleiben. Diesem letzteren Satz lässt sich endlich auch die folgende Form geben: Die Stärke des Reizes muss in einem geometrischen Verhältnisse ansteigen, wenn der Merklichkeitsgrad der Empfindung in einem arithmetischen zunehmen soll. Dieses Gesetz ist von FECHNER als das WEBER'sche Gesetz bezeichnet worden [1].

Nun können sich selbstverständlich die Resultate unserer wirklichen Empfindungsschätzung einer solchen exacten Gesetzmäßigkeit immer nur mehr oder weniger annähern, da unser Urtheil von einer Beobachtung zur andern in Folge mannigfaltiger unbestimmbarer Einflüsse schwanken kann. Nimmt man jedoch darauf Bedacht, mittelst der oben erörterten Methoden die Fehlerquellen möglichst zu eliminiren, so findet sich das WEBER'sche Gesetz in allen den Sinnesgebieten, bei denen überhaupt eine hinreichend sichere Abstufung der Reize möglich ist, innerhalb gewisser Grenzen der Reizstärke mit einer so großen Annäherung bestätigt, dass man es wohl als den thatsächlichen Ausdruck einer hier obwaltenden durchgängigen Gesetzmäßigkeit betrachten, und die stattfindenden Abweichungen auf die Beimengung weiterer, wahrscheinlich meist physiologischer Bedingungen beziehen darf, die zugleich einen je nach dem Sinnesgebiet ziemlich variablen Charakter besitzen. Diese abändernden Bedingungen lassen sich im wesentlichen auf vier zurückführen: 1) auf die Verhältnisse der zeitlichen und räumlichen Einwirkung der Reize, 2) auf die Eigenthümlichkeiten der physiologischen Structur und Function der Sinnesorgane, 3) auf Abweichungen, die jenseits gewisser unterer und oberer Grenzwerthe der Reize, wie man vermuthen darf wiederum in Folge physiologischer Eigenschaften der Sinneselemente, eintreten, und endlich 4) auf Unterschiede, die durch die Methode der Untersuchung hergeführt werden, indem die Erfahrung zeigt, dass unter den vier psychischen Maßmethoden die Minimalmethoden (Minimaländerungen, mittlere Fehler, *r*- und *f*-Fälle) das WEBER'sche Gesetz schärfer und ausnahmsloser zum Ausdruck bringen als die Intervallmethode (die Methode der mittleren Abstufungen), bei der größere Empfindungswerthe gegen einander abgeschätzt werden. (Vgl. oben S. 472.)

Unter diesen vier Punkten gehört der erste, die zeitliche und räum-

---

[1] FECHNER, Abhandlungen der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig. Math.-phys. Cl. Bd. 4, 1859, S. 455.

liche Einwirkung, im Grunde noch zu den methodischen Vorbedingungen der Untersuchung. Denn es ist an und für sich klar, dass eine Empfindung eine hinreichende Zeit auf das Bewusstsein einwirken muss, wenn eine deutliche Auffassung und Vergleichung derselben mit einer andern Empfindung möglich sein soll. Es ist aber anderseits auch begreiflich, dass, wenn die Zeit der Einwirkung eine gewisse Grenze überschreitet, Veränderungen der Reizbarkeit und der Aufmerksamkeit eintreten können, welche die Schätzung unsicher machen. Darum darf als Regel gelten, dass zur Prüfung der stattfindenden Gesetzmäßigkeiten überhaupt ein bestimmtes, durch die Versuche jedesmal erst zu ermittelndes und im allgemeinen für die verschiedenen Sinnesgebiete abweichendes Optimum der Reizdauer gewählt wird, welches dann für eine und dieselbe Gattung von Versuchen genau festgehalten werden muss. Das nämliche gilt bei denjenigen Sinnesgebieten, bei denen der Reiz eine bestimmte räumliche Größe besitzt, also bei Tast-, Gesichts- und Geschmackssinn, mutatis mutandis auch für diese räumliche Ausdehnung des Reizes.

Sehr groß sind zweitens die Unterschiede, welche die einzelnen Sinne bieten. Insoweit diese Unterschiede in abweichenden Werthen der Reizschwelle und der Unterschiedsschwelle ihren Ausdruck finden, werden sie uns unten (Nr. 3) näher beschäftigen. In Bezug auf die allgemeine Geltung des WEBER'schen Gesetzes ist aber hervorzuheben, dass sich in dieser Beziehung die einzelnen Sinne in eine Reihe ordnen lassen. Diese beginnt mit dem Gehörssinn, der bei geeigneter Wahl der Schalleindrücke das Gesetz im weitesten Umfange bewährt. Dann folgt der Gesichts- und Tastsinn, für die es innerhalb eines etwas beschränkteren Reizgebietes hinreichend genau zutrifft, aber von da aus nach oben und unten größere Abweichungen erfährt. Endlich einer dritten Stufe gehören die Temperatur-, die Geruchs- und Geschmacksempfindungen an, die sich überhaupt der Nachweisung einer sicheren Gesetzmäßigkeit entziehen. Da im letzteren Fall ohne Frage die Unmöglichkeit einer genauen physiologischen Einwirkung und Begrenzung der Reize wesentlich in Betracht kommt, und da auch auf der zweiten Stufe diese physiologischen Bedingungen schwerer constant zu erhalten sind, so darf man aller Wahrscheinlichkeit nach dieses verschiedene Verhalten auf die besonderen physiologischen Nebenbedingungen der Reizung zurückführen, die den Einfluss des WEBER'schen Gesetzes durchkreuzen.

Mit diesem abweichenden Verhalten der Sinnesgebiete hängt das dritte der oben erwähnten Momente, die Abweichung unterhalb einer gewissen unteren und oberhalb einer oberen Reizgrenze, offenbar nahe zusammen. Denn diese »unteren und oberen Abweichungen« sind wieder in den einzelnen Sinnesgebieten von sehr verschiedener Größe, und zwar

sind sie da, wo das Gesetz überhaupt weniger exact zutrifft, also bei den Tast-, Bewegungs- und Lichtempfindungen, größer als bei den Schallempfindungen. Uebrigens sind die Abweichungen stets von gleicher Art: sie bestehen nämlich darin, dass mit der Annäherung sowohl an die Reizschwelle wie an die Reizhöhe die Unterschiedsschwelle größer, also die Unterschiedsempfindlichkeit kleiner wird, als sie nach dem WEBER'schen Gesetze sein sollte.

Durchaus anderer Art ist schließlich die vierte Classe von Abweichungen, die darin besteht, dass die Methoden, die sich minimaler Reizunterschiede bedienen, wesentlich andere Resultate ergeben als die mit größeren Unterschieden operirende der mittleren Abstufungen. Bestünde die Abweichung in diesem Falle bloß darin, dass sich die Ergebnisse der letzteren mehr von dem WEBER'schen Gesetz entfernten als die der übrigen, so würde es nahe liegen, dies auf Fehlerquellen zurückzuführen, die der Intervallmethode anhaften. Dies trifft aber nicht oder in der Regel nur dann zu, wenn sich die Intervalle den Unterschiedsschwellen der Minimalmethoden nähern. Andernfalls dagegen ordnen sich die hier gewonnenen Resultate einer eigenen, und zwar einer noch einfacheren und im allgemeinen hinreichend stark abweichenden Gesetzmäßigkeit unter, um den Gedanken an bloß zufällige Differenzen auszuschließen. Die Abstufungen der Empfindungen erfolgen nämlich derart, dass die Reizstärken, die in unserer Schätzung der Empfindungen gleichen Empfindungsunterschieden entsprechen, eine Reihe mit gleichen arithmetischen Unterschieden der Reizwerthe bilden. Indem somit diese Abweichungen einer eigenen einfachen Gesetzmäßigkeit, die wir nach ihrem Entdecker als das MERKEL'sche Gesetz bezeichnen wollen, folgen, fordert aber dieses, im Hinblick auf seine theoretische Bedeutung für die Frage der Intensitätsschätzung überhaupt, eine besondere Betrachtung. (Siehe unten c.)

b. Mathematische Formulirung des WEBER'schen Gesetzes.

Indem GUSTAV THEODOR FECHNER das von WEBER gefundene Gesetz als ein allgemeingültiges darzuthun bemüht war, suchte er demselben zugleich einen exacten mathematischen Ausdruck zu geben. Die so aus der oben gegebenen einfachsten Form des WEBER'schen Gesetzes gewonnene mathematische Formulirung desselben nannte er das psychophysische Grundgesetz. Da diese Ableitung FECHNERS der erste, auf experimenteller Grundlage unternommene Versuch einer exacten Gesetzesformulirung auf psychologischem Gebiete überhaupt war, so mag die Ableitung dieses FECHNER'schen Gesetzes hier eine Stelle finden, obgleich, wie kaum bemerkt zu werden braucht, die Uebertragung des WEBER-schen Gesetzes in eine mathematische Form eine praktische Bedeutung,

etwa die einer eventuell auszuführenden Berechnung der zu einem gegebenen Reize gehörenden Empfindungsstärken, nicht besitzt, und schon um deswillen nicht besitzen kann, weil wir, wie wiederholt bemerkt wurde, die Empfindungen selbst direct, d. h. unabhängig von den Vorgängen der Vergleichung und Beurtheilung, überhaupt nicht zu messen im stande sind. Wir wollen aber zum Zweck dieser Ableitung zunächst nicht den von FECHNER gewählten, sondern einen etwas einfacheren Weg einschlagen, und überdies, um von vornherein kein Missverständniss über die in Beziehung gesetzten Größen aufkommen zu lassen, nicht von Empfindungsstärken, wie FECHNER, sondern, wie schon oben, von Merklichkeitsgraden der Empfindung reden, da eben nur diese unserer directen Messung zugänglich sind.

Nun sagt das WEBER'sche Gesetz aus, dass gleichen relativen Unterschieden der Reizstärke gleiche Merklichkeitsgrade der Empfindung entsprechen. Bezeichnen wir demnach den Zuwachs, der zu einer Sinneserregung R hinzukommen muss, um eine gleich merkliche Aenderung der Empfindung zu bewirken, mit ΔR, und den entsprechenden Merklichkeitsgrad der Empfindung mit k, so ist

$$k = C \frac{\Delta R}{R},$$

worin C eine constante Größe bedeutet. Denken wir uns hiernach, um diese Beziehung geometrisch zu veranschaulichen, die verschiedenen Merklichkeitsgrade von der Größe k auf eine Abscissenlinie aufgetragen, und auf dieser senkrechte Ordinaten errichtet, deren Größen den zugehörigen Erregungsstärken proportional sind, so wird eine der Erregung R entsprechende Empfindung E ihrem gesammten Merklichkeitswerthe nach als bestehend aus einer Anzahl n jener Merklichkeitsgrade von der Größe $k = \frac{E}{n}$ betrachtet werden können (Fig. 143). Bezeichnen wir die der Reizschwelle oder dem Werthe $E = 0$ entsprechende Reizordinate mit a, die darauf folgenden successiv den Abscissenwerthen k, $2k$, $3k$ ... entsprechenden mit b, c, d ..., so sagt nun das WEBER'sche Gesetz, dass gleichen Zuwüchsen k immer dasselbe Verhältniss der Ordinaten, zwischen

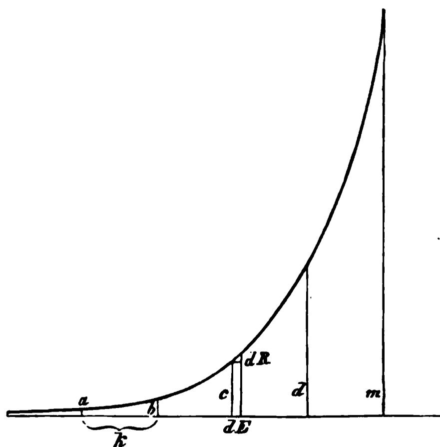


Fig. 143. Logarithmische Linie.

denen jeder Theil k eingeschlossen ist, entspreche. Es ist demnach $\frac{b}{a} = \frac{c}{b} = \frac{d}{c} \ldots$ ein constantes Verhältniss, und die auf einander folgenden Ordinaten bilden folgende Reihe:

$$a,\ b,\ \frac{b^2}{a},\ \frac{b^3}{a^2} \ldots \frac{b^n}{a^{n-1}},$$

worin a die Ordinate für den Abscissenwerth 0 und $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ dieselbe für den Abscissenwerth $nk = E$ ist, zu welcher R als Ordinate gehört. Führt man in den Werth $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ der Ordinate R für n den Werth $\frac{E}{k}$ ein, so ergibt sich als allgemeine Beziehung zwischen den Abscissen und Ordinaten der Curve die Gleichung

$$R = a \cdot \left(\frac{b}{a}\right)^{\frac{E}{k}}$$

oder, wenn man die Reizschwelle $a = 1$ setzt,

$$R^k = b^E,$$

und hieraus:

$$E = k\,\frac{\log nat\ R}{\log nat\ b}.$$

Da die Größe b, ebenso wie a, constant ist, so lässt sich $\frac{k}{\log nat\ b} = C$ setzen, wo C eine Constante bedeutet, und demnach dem Gesetze schließlich die Form geben:

$$E = C \log nat\ R,$$

oder in Worten: die Merklichkeit einer Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des äußeren Reizes. Hierbei ist zu beachten, dass der Einfachheit wegen als Einheit des Reizes die Größe der Reizschwelle angenommen wurde; für $R = 1$ wird daher $E = 0$, d. h. die Empfindung erreicht ihren Grenzwerth zwischen dem Ueber- und Untermerklichen. Wird R kleiner als 1, so wird E negativ, da die Logarithmen von Bruchzahlen negative Werthe sind, und durch die Größe dieser negativen Werthe wird nun die Entfernung der Empfindung von jener der Reizschwelle entsprechenden Grenze oder der Grad ihrer Untermerklichkeit gemessen, ähnlich wie durch die positiven Werthe der Grad ihrer Uebermerklichkeit. Da die in der Gleichung in Beziehung gebrachten Größen E und R verschiedenartigen Gebieten angehören, E dem der unmittelbaren psychologischen Erfahrung, R der durch äußere objective Methoden vermittelten physikalischen Messung, so fordert dies allerdings das Bedenken heraus, ob zwischen solchen nicht homogenen Größen überhaupt eine functionelle Beziehung zulässig sei. Dem gegenüber kann

jedoch geltend gemacht werden, dass die Gleichung vorläufig jedenfalls die Bedeutung einer empirischen Formel beanspruchen kann, welche die Beziehungen zwischen jenen verschiedenartigen Größenwerthen auf Grund der für sie im Vorangegangenen gegebenen Definitionen feststellt. Inwiefern aber in dieser empirischen Formel zugleich ein Ausdruck für eine causale Beziehung gesehen werden darf, oder wie etwa die in ihr verbundenen Begriffe umgeformt werden müssen, um eine solche zu gewinnen, diese Frage wird erst bei der Erörterung der Bedeutung des WEBER'schen Gesetzes zu entscheiden sein (s. unten Nr. 4).

Im Anschluss an die für das WEBER'sche Gesetz aufgestellte Beziehung $k = C\frac{\Delta R}{R}$ lässt sich die zuletzt gegebene Formel noch auf anderem Wege ableiten. Setzen wir nämlich voraus, jene Beziehung sei auch für unendlich kleine Merklichkeitsgrade der Empfindung und für unendlich kleine Reizunterschiede gültig, so verwandelt sich k in die Differentialgröße dE und ebenso ΔR in dR, und man gewinnt so die Differentialgleichung

$$dE = C\frac{dR}{R},$$

welche von FECHNER als die psychophysische Fundamentalformel bezeichnet wurde. Diese ergibt durch eine einfache Integration die Gleichung:

$$E = C \log nat\ R + A,$$

worin die Integrationsconstante A sich dadurch bestimmt, dass für den Schwellenwerth a des Reizes $E = 0$ wird, woraus folgt

$$0 = C \log nat\ a + A,$$
$$A = - C \log nat\ a,$$

also, wenn man diesen Werth in die erste Gleichung einsetzt,

$$E = C (\log nat\ R - \log nat\ a),$$

oder, wenn man wie oben $a = 1$ annimmt,

$$E = C \log nat\ R.$$

Diese Gleichung ist von FECHNER die psychophysische Maßformel genannt worden.

Die logarithmische Linie (Fig. 143) stellt nun die Beziehung zwischen E und R so dar, dass durch die Curve das Wachsthum des Reizes versinnlicht wird, welches gleichen Zuwüchsen von E entspricht. Wählt man den umgekehrten Weg, indem man das gleichen Zuwüchsen von R entsprechende Wachsthum von E durch eine Curve versinnlicht, so erhält man die in Fig. 144 dargestellte Linie, die sich bei einem Punkte a, der Reizschwelle, über die Abscissenlinie erhebt und bei einem Punkte m, der Reizhöhe, das Maximum erreicht. Links von a senkt sich die Curve unter die Abscissenlinie, um sich der Ordinatenachse yy' asymptotisch zu nähern. Die Beziehung zwischen dem Reiz und der Merklichkeit der Empfindung stellt sich daher nach dieser Curve so dar, dass beim Reizwerthe null die Empfindung unendlich tief unter der

Reizschwelle liegt, worauf mit wachsender Größe des Reizes die Merklichkeitsgrade allmählich endliche, aber immer noch negative, d. h. unmerkliche Werthe annehmen, um erst bei der Reizschwelle a null zu werden: sie treten jetzt über die Schwelle, gehen mit weiter wachsendem Reize in positive, d. h. merkliche Größen über, bis endlich ein Grenzwerth m des Reizes erreicht wird, wo weitere endliche Zunahmen desselben keine merkliche Steigerung der Empfindung mehr bewirken. So führt diese graphische Versinnlichung von selbst darauf, dass die unter der Reizschwelle liegenden Merklichkeitsgrade als negative Größen darzustellen sind, die um so mehr wachsen, je weiter sie sich von der Schwelle entfernen, bis dem Reize null ein unendlich großer negativer Merklichkeitsgrad entspricht, also eine Empfindung, die unmerklicher ist als jede andere. Dass auf der andern Seite der Merklichkeitsgrad nicht auch unendlich große positive Werthe erreicht, liegt nach dieser Voraussetzung nicht in dem Gesetz seines Wachsthums, sondern in den nämlichen physiologischen Bedingungen der Reizempfänglichkeit begründet, welche die oberen Abweichungen herbeiführen. Wäre man im stande die Nervenerregung ins unbegrenzte zu steigern, so würde auch die Merklichkeit der Empfindung ins unendliche zunehmen. Immerhin liegt die Thatsache der Reizhöhe insofern auch schon in dem allgemeinen Gesetz angedeutet, als von einer gewissen Grenze m an jeder endlichen Steigerung des Reizes nur noch eine unendlich kleine Zunahme der Empfindung und demnach auch ihrer Merklichkeit correspondiren kann.

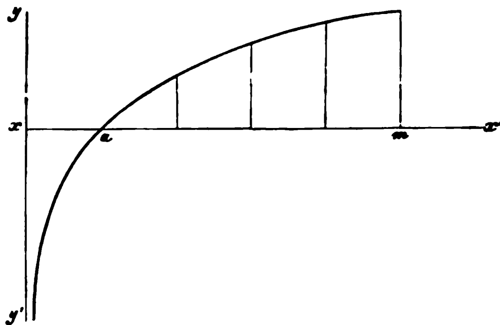


Fig. 144. Umgekehrte logarithmische Linie.

Außer den oben erwähnten drei Fundamentalwerthen des Reizes, dem Null-, Schwellen- und Höhenwerth, lässt sich noch ein vierter aufstellen, welcher in der Form des Weber'schen Gesetzes seinen Grund hat und möglicher Weise für gewisse Eigenthümlichkeiten der Empfindungsschätzung von Bedeutung ist. Betrachten wir nämlich die in der Fundamentalformel gegebene allgemeinste Form unseres Gesetzes, so drückt dieselbe augenscheinlich nicht bloß aus, dass für den ganzen Empfindungsumfang jede unendlich kleine Aenderung der Merklichkeit proportional ist dem Verhältnisse $\frac{dR}{R}$, sondern auch dass, so lange sich die Reizgröße R nicht merklich ändert, die unendlich kleine Aenderung dE der unendlich kleinen Reizänderung dR proportional bleibt. Mit andern Worten: so lange der Reiz wenig sich ändert, kann die Functionsbeziehung als eine lineare betrachtet werden, was sich in der graphischen Versinnlichung darin zu erkennen gibt, dass jedes kleinste Stück der Curven Fig. 143 oder Fig. 144 als Theil einer geraden Linie angesehen werden kann. Nun erkennt man aber zugleich, dass die Richtungsänderung im Verhältniss zur Steilheit des Ansteigens an verschiedenen Punkten eine sehr

verschiedene Geschwindigkeit hat. Diejenige Stelle, welche die geringste relative Geschwindigkeit der Richtungsänderung zeigt, liegt offenbar in beiden Curven etwas nach rechts von a: hier kann das verhältnissmäßig größte Stück der Curve als eine gerade Linie betrachtet werden, die, wenn man sie verlängert denkt, in nicht zu weiter Entfernung die Abscissenachse schneidet. In diesem Theil der Curve kann also dR verhältnissmäßig die größten Werthe erreichen, ohne dass dE aufhört proportional zu wachsen. Die diesem ausgezeichneten Punkt entsprechende Reizgröße nannte FECHNER[1] den Cardinalwerth des Reizes. Da bei a die Merklichkeit der Empfindung rascher, bei m aber langsamer wächst als der Reiz, so muss der dem Cardinalwerth entsprechende Punkt der Curve zwischen diesen beiden Verlaufsstücken liegen. Man findet diesen Cardinalwerth, indem man durch Rechnung denjenigen Punkt der logarithmischen Curve bestimmt, für den das Verhältniss $\frac{E}{R}$ ein Maximum ist[2]. Möglicher Weise hat derselbe insofern eine gewisse praktische Bedeutung, als die Abstufung der Reize innerhalb derjenigen Grenzen, in denen die Merklichkeitsgrade den Reizstufen annähernd proportional gehen, am genauesten aufgefasst werden kann.

Mehrfach ist das oben aufgestellte logarithmische Gesetz bestritten worden. Zum Theil mag daran die, wie wir unten sehen werden, allerdings wohl unhaltbare Deutung schuld sein, die FECHNER demselben gegeben hat. Sieht man es aber zunächst nur als eine mathematische Formulirung des WEBER'schen Gesetzes an, in welcher die Begriffe der Schwelle und der Unterschiedsschwelle mit der Beziehung der letzteren zu den Reizabstufungen in einer einfachen Gleichung ausgedrückt werden, so sind die vorgebrachten Einwände schwerlich berechtigt, und die FECHNER'sche Formel hat dann jedenfalls vor andern vorgeschlagenen Modificationen derselben den Vorzug der Einfachheit. Unrichtig wird die Formel nur dann, wenn man jenen Begriffen der Schwelle und der Unterschiedsschwelle von vornherein eine psychologisch unhaltbare Deutung gibt. Manche der vorgebrachten Einwände beruhen überdies auf einer missverständlichen Auffassung des Werthes mathematischer Symbole. Dahin gehören vor allem die gegen die sogenannten »negativen Empfindungen« geäußerten Bedenken. Ihre Einführung soll angeblich dem berechtigten Gebrauch positiver und negativer Zahlen widerstreiten. Denn dieser sei nur da vorhanden, wo zwei gleiche aber entgegengesetzte Größen, $+a$ und $-a$, zusammen null geben. Eine übermerkliche Empfindung werde aber durch die Hinzunahme einer gleich weit von der Reizschwelle entfernten untermerklichen nicht aufgehoben, sondern im Gegentheil verstärkt[3]. Hierauf ist zu erwidern, dass vom gleichen Gesichtspunkte aus auch die Anwendung des Positiven und Negativen in der Geometrie bestritten werden müsste: eine positive Strecke wird durch die einfache Hinzufügung einer gleich großen negativen ebenfalls

---

[1] Elemente der Psychophysik, Bd. 2, S. 49.

[2] Nach bekannten Regeln der Differentialrechnung ist diese Bedingung dann erfüllt, wenn das entsprechende Differentialverhältniss $d\frac{E}{R}$ oder $d\frac{\log R}{R} = 0$ ist.

[3] DELBOEUF, Étude psychoph., p. 17. LANGER, Die Grundlagen der Psychophysik, S. 49. G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 368. EBBINGHAUS, Zeitschrift für Psychologie, Bd. 1, 1890, S. 320. Vgl. hierzu FECHNER, In Sachen der Psychophysik, S. 88. Revision, S. 206.

vergrößert. Nun hat aber die geometrische Anwendung nur darin ihre Grundlage, dass man sich die positive und negative Strecke durch Bewegungen von entgegengesetzter Richtung entstanden denkt; nur in dem Sinne dieser Anschauung kann daher auch hier der Satz gelten, dass + *a* und — *a* zusammen gleich null sind: d. h. nicht die Strecken als solche heben sich auf, sondern die Bewegungen, durch die man sie entstanden denkt. Aehnlich müssen wir selbstverständlich die algebraische Summirung im Gebiet der Empfindungen im selben Sinne zur Anwendung bringen, in welchem die Bezeichnungen + und — gebraucht worden sind. In diesem Sinne hat man aber hier den entgegengesetzten Größen + *a* und — *a* zunächst die ganz allgemeine Interpretation zu geben, dass sie psychische Zustände bedeuten, welche die Einwirkung der Reize begleiten: sie werden als positive Größen bezeichnet, wenn sie als merkliche Empfindungen auftreten, als negative, wenn sie unbemerkt bleiben. Diese Gegensätze des Bemerktwerdens und des Unbemerktbleibens können im Gebiete der Empfindungen an und für sich mit dem gleichen Rechte einander gegenübergestellt werden, wie etwa die von Vermögen und Schulden im Gebiet der Geld- oder die der entgegengesetzten Richtungen in dem der Raumwerthe. Auch würde es nicht zulässig sein, die so definirten negativen Empfindungen etwa sämmtlich gleich null zu setzen, weil dem stetigen Anwachsen des Reizes vor der Erreichung der Reizschwelle nothwendig ein analoges stetiges Anwachsen irgend eines der Empfindung vorausgehenden psychischen Momentes entsprechen muss, wobei wir freilich das letztere, da wir über solche außerhalb des Bewusstseins liegende Bedingungen nichts wissen, nur mit dem unbestimmten Ausdruck einer »psychischen Disposition« bezeichnen können[1]. Dabei zeigt nun aber gerade die Erscheinung der Schwelle, dass eine solche Disposition mit dem Wachsen des Reizes eine stetige Aenderung erfahren muss, vermöge deren sie eben bei dem Punkt der Schwelle in eine appercipirte Empfindung übergeht. Hieraus ergibt sich ohne weiteres die Berechtigung, die unterhalb des Nullpunktes der Schwelle vorauszusetzenden Annäherungen der durch den Reiz gesetzten psychischen Dispositionen ebenso als stetig sich vermindernde negative Werthe der Merklichkeit zu denken, wie die über der Schwelle mit wachsendem Reize eintretenden Veränderungen als stetig zunehmende positive Werthe der Merklichkeit betrachtet werden. In diesem wie in vielen andern Fällen sind eben die positiven und negativen Größen keine realen Substanzen, sondern begriffliche Gegensätze, deren Bedeutung von der ihnen gegebenen Definition abhängt. Ebenso wenig hat man sich vor metaphysischen Gespenstern zu fürchten, wenn die dem Reize Null entsprechende Empfindung als negativ unendlich bezeichnet wird. Die Psychologie kennt wie die Physik keine absolute Unendlichkeit, sondern unendlich ist in einem gegebenen Fall stets diejenige Größe, gegen welche jede andere in Betracht gezogene verschwindet. In diesem Sinne ist in dem gegenwärtigen Zusammenhang negativ unendlich eine Empfindung, die von der Grenze der Merklichkeit weiter als jede andere entfernt ist. Offenbar haben hier die Schwierigkeiten, die man in der Anwendung dieser mathematischen Begriffe fand, zum Theil darin ihren Grund, dass man sie auf die Empfindungen als solche anwandte, statt auf deren

[1] Ueber die Bedeutung dieses Begriffs der Disposition für die Erinnerungsvorgänge vgl. Abschn. V.

Merklichkeitsgrade, wo sich nun als Nullpunkt der Merklichkeitsstufen von selbst die Grenze zwischen dem Ueber- und Untermerklichen, und damit auch das dies- und jenseits dieses Grenzpunktes Gelegene als eine Reihe wohl definirbarer, positiver und negativer Werthe ergibt. Bekanntlich sind übrigens in älterer Zeit auch in der Mathematik die Begriffe des Negativen und des Unendlichen in Folge ähnlicher Missverständnisse angefochten werden[1].

Mehrfach hat man aber auch, theils um eine bessere Uebereinstimmung mit den Beobachtungen zu erzielen, theils um die angeblichen »negativen Empfindungen« zu vermeiden, die FECHNER'sche Fundamentalformel zu ergänzen gesucht oder statt derselben andere Formeln vorgeschlagen. So suchte HELMHOLTZ[2] speciell beim Gesichtssinn den unteren und den oberen Abweichungen Rechnung zu tragen. Von der Erwägung ausgehend, dass sich bei schwachen Erregungen subjective Reize geltend machen, und dass anderseits die Existenz der Reizhöhe ein Steigen der Empfindung über einen gewissen Maximalwerth verhindert, ergänzte er die Fundamentalformel in folgender Weise. Bezeichnet man jene als constant angenommene subjective Erregung, durch die sich das Sinnesorgan stets über der Reizschwelle befindet, mit R_0, so erhält man statt der Fundamentalformel die Gleichung

$$dE = C \cdot \frac{dR}{R + R_0}.$$

Nimmt man ferner an, dass C keine Constante sei, sondern eine Function von R, welche die Form besitze $C = \frac{a}{b + R}$, worin b eine sehr große Zahl bezeichnet, so wird C für mäßige Werthe von R annähernd unveränderlich sein, bei sehr großen Werthen von R aber rasch abnehmen. Man erhält demgemäß

$$dE = \frac{a\,dR}{(b + R)\,(R_0 + R)},$$

und hieraus

$$E = \frac{a}{b - R_0} \cdot log \left[\frac{R_0 + R}{b + R}\right] + H.$$

Nach dieser Formel würde die relative Unterschiedsempfindlichkeit bei sehr geringen und bei sehr großen Werthen von R abnehmen, und bei den letzteren würde man sich der Grenze $E = H$ nähern. H würde also das Maximum der Empfindung bezeichnen. Selbst beim Gesichtssinn, für welchen HELMHOLTZ diese Formel zunächst entwickelt hat, wird jedoch durch dieselbe keine zureichende Uebereinstimmung mit der Beobachtung erzielt, da offenbar die unteren Abweichungen weit mehr von andern Bedingungen als von dem sogenannten Eigenlicht der Netzhaut abhängen.

DELBOEUF suchte dem WEBER'schen Gesetz insofern eine abweichende mathematische Form zu geben, als er neben dem äußern Reizvorgang auch die physiologische Sinneserregung berücksichtigte[3]. Indem er hierbei die Existenz constrastirender Empfindungen, wie Warm und Kalt, Hell und Dunkel,

[1] Vgl. hierzu ALFR. KÖHLER, Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 588 ff.
[2] Physiologische Optik, S. 312 ff. 2. Aufl. S. 387 ff.
[3] DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité, p. 25.

hypothetisch auf das Verhältniss des äußeren Reizvorganges R_e zu dem ebenfalls als oscillatorisch gedachten inneren Erregungsvorgange R_i zurückführte, nahm er an, dieses Verhältniss $\frac{R_e}{R_i}$ sei bei der ersten Einwirkung des Reizes > 1, bei hergestelltem Gleichgewicht werde es $= 1$, und bei eintretender Ermüdung < 1. Dem ersten dieser Fälle entspreche eine positive Empfindung (z. B. Weiß), dem dritten eine negative (Schwarz), dem zweiten die Empfindung Null. Demnach stellt DELBOEUF die Formel auf

$$E = C \frac{\log R_e}{\log R_i}.$$

Gegen diese Betrachtungsweise ist aber einzuwenden, dass die gesetzmäßige Beziehung zwischen Sinneserregung und Empfindung zunächst für den Fall zu bestimmen ist, wo alle Bedingungen mit Ausnahme der Erregungsstärke möglichst constant bleiben, und dass es sich dann erst darum wird handeln können, die besonderen Gesetze der Ermüdung in Rücksicht zu ziehen, die freilich vor allem auf Beobachtungen, nicht auf bloße theoretische Erwägungen gegründet werden müssten. LANGER[1] und G. E. MÜLLER[2] schlugen endlich vor, die Fundamentalformel in der Weise umzugestalten, dass sie für alle merklichen Empfindungen dem WEBER'schen Gesetz entspreche, dass aber die negativen Empfindungen verschwänden, also, wenn wir wieder die Reizschwelle zur Einheit nehmen, für $R = 1$ und $R < 1$ $E = 0$ werde. Dieser Bedingung kann natürlich genügt werden, aber die Formel, die man erhält, ist so complicirt, dass sie selbst dann, wenn der Widerspruch gegen das negative Vorzeichen berechtigt wäre, schwerlich jemals zur Anwendung kommen würde. Ueberhaupt verkennt man hierbei, dass das Interesse an einer mathematischen Gesetzmäßigkeit in diesem Fall ein rein theoretisches ist, während die Aufstellung irgend einer empirischen Formel nur dann einen Sinn hätte, wenn die Berechnung von Empfindungswerthen aus Reizgrößen jemals eine praktische Aufgabe werden könnte[3].

c. Das MERKEL'sche Gesetz.

Unter den oben (S. 494) erwähnten Abweichungen von dem WEBERschen Gesetze ist eine Classe besonders bemerkenswerth, weil sie eine Beziehung zu irgend welchen physiologischen oder sonstigen äußeren Bedingungen von vornherein auszuschließen scheint. Das sind diejenigen Abweichungen, die in der gewählten Methode ihre Quelle haben, und darunter wieder vor allem diejenigen, die zwischen den Resultaten der Minimalmethoden von denen der Intervallmethode hervortreten (S. 496).

---

[1] Die Grundlagen der Psychophysik, S. 60 ff.

[2] Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 373.

[3] Zur Kritik der verschiedenen Formulirungsversuche vgl. A. KÖHLER, Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 580 ff. Ueber einige weitere Vorschläge zur Umgestaltung der Fundamentalformel, die mit eigenthümlichen Deutungen des WEBER'schen Gesetzes zusammenhängen, vgl. unten (Nr. 4). Ueber eine von J. J. MÜLLER (Ber. der sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. 1870, S. 328) versuchte Ableitung aus gewissen teleologischen Prämissen vgl. die 4. Aufl. dieses Werkes, Bd. 1, 1893, S. 409 f.

Zwar finden sich bei der Vergleichung der verschiedenen Minimalmethoden unter einander ebenfalls Unterschiede, deren Bedeutung zum Theil noch der näheren Aufklärung bedarf. Namentlich gilt dies insofern, als die Bestimmung der Unterschiedsschwelle mittelst der richtigen und falschen Fälle wesentlich andere Werthe ergibt, als sie bei der directen Methode der Minimaländerungen gefunden werden. Dennoch stimmen alle diese Methoden in dem Hauptresultat überein, dass sie annähernd innerhalb der gleichen Grenzen die Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes bei den zu dieser Nachweisung geeigneten Sinnesgebieten bestätigen. Dem gegenüber bietet nun aber die »Intervallmethode« die Eigenthümlichkeit dar, dass bei ihr unter bestimmten Bedingungen gerade innerhalb der Grenzen der Reizstärke, wo jene andern das WEBER'sche Gesetz deutlich hervortreten lassen, eine wesentlich andere, und zwar einfachere Gesetzmäßigkeit ergibt. Wählt man nämlich die Intervalle zwischen den drei Reizen hinreichend groß, so dass sie von den bei den Minimalmethoden benutzten Differenzen weit abweichen, so gestaltet sich das Verhältniss zwischen dem mittleren, durch die Abstufung gefundenen Reize r_m zu den festen Grenzreizen r_u und r_o derart, dass den drei Empfindungsstärken e_u, e_m und e_o, die um gleiche Intervalle von einander entfernt erscheinen, drei ebenfalls um gleiche objective Intervalle entfernte Reizstärken r_u, r_m und r_o entsprechen, so dass also $r_o - r_m = r_m - r_u$ ist, während das WEBER'sche Gesetz das Verhältniss $r_o / r_m = r_m / r_u$ verlangen würde. Die so sich herausstellende Gesetzmäßigkeit lässt sich demnach in dem Satze ausdrücken: gleichen absoluten Unterschieden mehrerer Reize entsprechen bei der Wahl großer Intervalle annähernd gleich merkliche Unterschiede der Empfindung, oder, wie wir, im Gegensatze zu der nach dem WEBER'schen Gesetz geometrisch ansteigenden Reizreihe, den nämlichen Satz formuliren können: um gleich merkliche Unterschiede von drei in größeren Intensitätsintervallen stehenden Empfindungen hervorzubringen, müssen die Reize in einer arithmetischen Reihe wachsen, oder endlich: bei zureichend großen Intervallen wachsen die Merklichkeitsgrade mehrerer eine Reihe bildender Empfindungen annähernd proportional den Reizen. Wir wollen dieses Gesetz nach seinem Entdecker das MERKEL'sche oder auch, gegenüber dem aus dem WEBERschen abgeleiteten logarithmischen Gesetz, das Proportionalitätsgesetz nennen[1].

Im Unterschiede von dem WEBER'schen Gesetz besitzt nun das MERKEL'sche insofern den Charakter eines Ausnahmegesetzes, als es an

[1] JULIUS MERKEL, Philos. Stud. Bd. 5, 1889, S. 499. Bd. 10, 1894, S. 140, 203, 369, 507.

eine bestimmte Methode und an gewisse bei derselben festzuhaltende Bedingungen geknüpft ist, während sich das WEBER'sche überall, wo die Eigenschaften des Sinnesorgans mit hinreichender Genauigkeit messende Schätzungen zulassen und die Gebiete der oberen und unteren Abweichungen vermieden werden, als der nächste Ausdruck der für unsere Intensitätsschätzung gültigen Gesetzmäßigkeit herausstellt. Gleichwohl ist das MERKEL'sche von dem WEBER'schen Gesetz sowohl nach seinem Inhalt wie nach den Bedingungen seines Eintritts so verschieden, dass es nicht zulässig ist, hinter ihm bloß zufällige Abweichungen von diesem allgemeiner gültigen Gesetz zu vermuthen. Am augenfälligsten zeigt sich der Unterschied der Bedingungen beider bei dem Gehörssinn. Stuft man hier den mittleren Reiz r_m zur Aufsuchung der Empfindungsmitte nach der gleichen Methode ab, deren man sich bei der Minimalmethode zur Bestimmung der Unterschiedsschwelle bedient, und wählt man die drei Schallintensitäten, welche die Methode der mittleren Abstufungen fordert, so, dass der obere und der untere während eines Versuchs constant bleibende Reiz einander sehr nahe liegen, so erhält man nach Einstellung des Reizes r_m auf eine gleich merkliche Größe der Empfindungsintervalle das geometrische Verhältniss $r_o / r_m = r_m / r_u$, also das WEBER'sche Gesetz, mit zureichender Annäherung. Wählt man aber die Reizintervalle größer, so nähert sich das Resultat immer mehr dem arithmetischen Verhältniss $r_o - r_m = r_m - r_u$, also dem MERKEL'schen Gesetz. Dies Ergebniss ist um so bemerkenswerther, weil die Schallempfindungen dasjenige Sinnesgebiet sind, bei welchem durch die Minimalmethoden das WEBER'sche Gesetz am schärfsten innerhalb weiter Grenzen nachzuweisen ist. Da nun die übrigen Bedingungen der Beobachtung bei der Auffindung beider Gesetze, abgesehen von der Größe der Intervalle und der Vergleichung von je drei, nicht bloß von zwei Reizen, vollkommen übereinstimmen können, so wird dadurch die Coexistenz dieser so wesentlich abweichenden Gesetze zu einer psychologisch sehr interessanten Erscheinung. Denn es lässt sich in Folge dessen kaum denken, dass es andere Einflüsse als solche, die selbst den Vorgängen der Vergleichung und Schätzung der Empfindungsstärken angehören, also psychologische Momente sind, aus denen diese Unterschiede entspringen. Ehe wir diese Momente sowie die Bedeutung der verschiedenen Gesetze überhaupt erörtern, bedürfen aber zunächst die in den einzelnen Sinnesgebieten gewonnenen Versuchsergebnisse einer näheren Betrachtung.

Versuche, die in den Bereich des MERKEL'schen Gesetzes fallen, hat wohl zuerst EWALD HERING angestellt und auf Grund derselben das WEBER'sche Gesetz sowie besonders die demselben von FECHNER gegebene mathematische Formulirung bekämpft. Entscheidend waren ihm dabei Gewichtsversuche, die

freilich nicht methodisch ausgeführt waren, sondern mehr in gelegentlichen Beobachtungen bestanden. Er fand nämlich, dass bei größeren Gewichtsunterschieden die Schätzung durchaus nicht nach dem WEBER'schen Gesetze, sondern annähernd proportional der Größe der Gewichte erfolge. Lege man z. B. zu einer Bleiplatte von 500 eine zweite von 500 g, so werde dies als ein sehr viel kleinerer Gewichtsunterschied aufgefasst, als wenn man zu einer Platte von 1 000 eine andere von 1 000 g hinfüzuge[1]. Weitere Versuche HERINGS nach der Methode der eben merklichen Unterschiede standen dann aber mit den Ergebnissen WEBERS und FECHNERS in guter Uebereinstimmung. FECHNER hat daher gegen die ersterwähnten Gewichtsversuche HERINGS eingewandt, dass sich bei ihnen »der Vergleich der Unterschiede der Gewichte überhaupt nicht unabhängig vom Vergleich der absoluten Gewichte halten lasse«[2]. Damit ist aber eigentlich bereits zugegeben, dass es verschiedene Schätzungsweisen nicht bloß der Empfindungen, sondern auch der Empfindungsunterschiede gibt. Denn wenn die von FECHNER vermuthete absolute Schätzung der Gewichte nicht auch auf die Auffassung der Gewichtsunterschiede übergriffe, so würde ja das von HERING gewonnene Ergebniss unmöglich sein. Zunächst glaubte man jedoch durch die allerseits und im allgemeinen auch von HERING bestätigte Uebereinstimmung der Resultate der Minimalmethoden mit dem WEBER'schen Gesetze diesen Gegenstand erledigt, bis JULIUS MERKEL zeigte, dass bei der Methode der mittleren Abstufungen, wo es sich ja eben wieder, wie bei den approximativen Beobachtungen HERINGS, um größere Gewichtsabstufungen handelt, Abweichungen von dem WEBER'schen Gesetze zur Beobachtung kommen, die sich unter den oben angegebenen Bedingungen innerhalb gewisser Grenzen einem Proportionalitätsgesetze fügen. Die Versuche MERKELS haben wohl deshalb weniger Beachtung gefunden, als sie verdienen, weil man von vornherein den Einfluss der vergleichenden Beurtheilung der Empfindungen glaubte außer Betracht lassen zu können, da man in den aufgefundenen Reizabstufungen ohne weiteres ein für die Abhängigkeit der Empfindungen von den Reizen geltendes Gesetz erwartete, welche Annahme natürlich sofort gestört wird, wenn sich ergibt, dass nicht den Empfindungen selbst, aber den die apperceptive Vergleichung derselben bestimmenden Bedingungen ein entscheidender Einfluss zukommt. Außerdem glaubte man zuweilen deshalb von diesen Thatsachen abstrahiren zu dürfen, weil hier, gerade so wie bei dem WEBER'schen Gesetz, und in Anbetracht der Schwierigkeit der Schätzung größerer Empfindungsstrecken natürlich noch mehr als bei den der Nachweisung des letzteren dienenden Minimalmethoden, natürlich Abweichungen der gefundenen von den berechneten Werthen nicht fehlen. Dem gegenüber ist aber wohl geltend zu machen, dass, je einfacher die Gesetzmäßigkeit ist, der bestimmte Versuchszahlen sich annähern, um so wahrscheinlicher auch dieser Annäherung eine reale Bedeutung zukommt[3].

---

[1] HERING, Ueber FECHNERS psychophysisches Gesetz. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 3. Abth. Bd. 72, 1875, S. 17 ff.

[2] FECHNER, In Sachen der Psychophysik. 1877, S. 188.

[3] LEHMANN, Die körperlichen Aeußerungen psychischer Zustände. Bd. 2, 1901, S. 79. LEHMANN führt hier aus, dass, wenn $r_m - r_u = r_o - r_m$, dann auch $r_u = 2 r_m - r_o$ sein müsse, und er berechnet demnach den Gang dieser Werthe, um nachzuweisen, dass MERKELS eigene Zahlen weit von seinem Gesetz abweichen. Nun ist natürlich diese Umrechnung richtig. Nur wendet sie den Kunstgriff an, dass sie die Abweichungen doppelt so

3. Die einzelnen Sinnesgebiete.

Die Untersuchung der Intensitätsschätzung innerhalb der einzelnen Sinnesgebiete kann sich, nach den allgemeinen Principien der psychischen Messung (S. 467), zwei empirische Aufgaben stellen. Die eine ist entweder auf die Bestimmung der »Unterschiedsschwelle« je zweier Reize nach den verschiedenen Minimalmethoden, oder auf die Auffindung der scheinbaren Mitte zwischen zwei von einander entfernten Empfindungen nach der Intervallmethode gerichtet. Die andere hat die »Reizschwelle« für jedes einzelne Sinnesgebiet zu ermitteln. Eine dritte Aufgabe würde in der Bestimmung der »Reizhöhe« bestehen. In Anbetracht der Schwierigkeiten, die ihr entgegenstehen (S. 469), kann aber davon um so mehr abgesehen werden, da eine solche Bestimmung höchstens von physiologischem, kaum von psychologischem Interesse sein würde. Bei der Aufsuchung der Unterschiedsschwelle sowie der ihr correspondirenden Werthe bei den Fehlermethoden und bei der Methode der mittleren Abstufungen wird dann jeweils die Uebereinstimmung der Ergebnisse mit dem WEBER'schen Gesetze durch die Constanz gewisser relativer Werthe, sei es der relativen Unterschiedsschwellen sei es anderer ihnen proportional anzunehmender Größen, zu erkennen sein, während sich das Zutreffen des MERKEL'schen Gesetzes an der Constanz der entsprechenden absoluten Werthe, also, da dieses Gesetz nur bei der Intervallmethode zur Beobachtung kommt, an der absoluten Gleichheit der Intervalle zwischen einem mittleren und den beiden oberhalb und unterhalb liegenden Grenzreizen verräth. Mit Rücksicht auf diese Prüfung der für die Intensitätsschätzung hauptsächlich maßgebenden Gesetze wollen wir die Sinnesgebiete in der Reihenfolge betrachten, dass wir diejenigen voranstellen, die wegen der physiologischen Bedingungen der Reizung die günstigsten sind. Nach diesem Princip ergibt sich aber die Reihenfolge: Schallempfindungen, Lichtempfindungen, Druck- und Spannungsempfindungen. Die übrigen Sinnesgebiete (Temperatur, Geruch und Geschmack) lassen zwar gewisse Schwellenbestimmungen zu. Doch sind die Bedingungen der Reizeinwirkung bei ihnen zu unsicher, um zur Prüfung irgend einer Gesetzmäßig-

---

groß erscheinen lässt, als sie wirklich sind. Gesetzt z. B., man habe in einer Versuchsreihe zu $r_u = 4$ und $r_o = 8$ durch mittlere Abstufung den Zwischenreiz $r_m = 5{,}9$ gefunden, so würde man das als eine in Anbetracht der angedeuteten Fehlerquellen sehr gute Annäherung an eine arithmetische Progression ansehen dürfen. Nach LEHMANNS Berechnung würde man dagegen erhalten $4 = 11{,}8 - 8 = 3{,}8$. Natürlich steigert sich diese künstliche Vergrößerung zwischen Beobachtung und Rechnung um so mehr, je größere Reizwerthe in Betracht kommen, und zwischen je weiteren Grenzen sich die Versuche bewegen.

keit verwerthbar zu sein. Ihre Intensitätsverhältnisse sollen deshalb hier vorläufig außer Betracht bleiben, um, insoweit sie bemerkenswerth sind, im nächsten Capitel im Zusammenhang mit den Qualitätseigenschaften dieser Empfindungen erörtert zu werden.

a. Schallempfindungen.

Ueber dieses Sinnesgebiet wurden zuerst Versuche nach der Methode der Minimaländerungen von VOLKMANN[1] ausgeführt. Er fand, dass die den Schallstärken proportionalen Fallhöhen eines Schallpendels annähernd im Verhältniss von 3:4 stehen mussten, wenn sie eben unterschieden werden sollten. RENZ und WOLF[2] sowie NÖRR[3], die sich unter VIERORDTs Leitung der *r*- und *f*-Methode bedienten, erhielten schwankendere Ergebnisse. Mit vollkommeneren Hülfsmitteln sind dann von TISCHER, MERKEL und STARKE nach der Methode der Minimaländerungen, von MERKEL und ANGELL nach mittleren Abstufungen, von G. LORENZ, MERKEL und KÄMPFE mittelst der *r*- und *f*-Fälle umfangreiche Versuche ausgeführt worden[4]. Hierbei ergaben diejenigen Methoden, die auf der Vergleichung kleinster Unterschiede beruhen, in sehr weiten Grenzen eine Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetze. Bei der Schätzung größerer Empfindungsintervalle, also bei den mittleren Abstufungen, fanden sich jedoch abweichende Resultate. Wurde die mittlere Empfindung durch minimale Abstufungen aufgesucht, so waren die Resultate schwankend. Doch fand MERKEL, dass der als die Empfindungsmitte geschätzte Reiz nahe mit dem arithmetischen Mittel zwischen den beiden Grenzreizen zusammenfiel. Eine nähere Uebereinstimmung mit der dem WEBER'schen Gesetz entsprechenden geometrischen Theilung der Reizstärken ergab sich in F. ANGELLs Versuchen, wenn der mittlere Reiz nicht stetig abgestuft, sondern in einer großen Zahl von Fällen unregelmäßig variirt, und aus den so gewonnenen Schätzungen die Empfindungsmitte bestimmt wurde.

Bestimmungen der Reizschwelle des Gehörssinnes hat man sowohl für Geräusche wie für Töne ausgeführt. Nur im letzteren Fall ist es möglich, die mechanische Energie des Minimalreizes annähernd in absolutem Maß zu bestimmen. So schätzte M. WIEN, indem er einen Ton von eben hörbarer Intensität auf einen mit einer Aneroidmembran verschlossenen Resonator wirken ließ, nach der Messung der Schwingungen dieser Membran die Reizschwelle gleich einer Druckschwankung von 0,59 Tausendtheilen eines mm Quecksilber, was, die Größe des

[1] FECHNERs Psychophysik, Bd. 1, S. 176.
[2] VIERORDTs Archiv f. physiol. Heilkunde, 1856, S. 185.
[3] Zeitschrift f. Biologie, Bd. 15, 1879, S. 297.
[4] Philos. Stud. Bd. 1, 2, 4, 5, 7, 8, 1883—1893.

Trommelfells zu 33 qmm gerechnet, in der Zeiteinheit einer Energie von nur 0,0022 mg-mm entsprechen würde[1]. Aehnlich kleine Werthe fanden BOLTZMANN und TÖPLER[2] sowie Lord RAYLEIGH[3], als sie aus den Entfernungen, in denen ein Ton noch eben hörbar war, die Amplituden der auf das Ohr einwirkenden Luftschwingungen berechneten. Die ersteren Beobachter fanden diese = 0,00004, der letztere sogar nur = 0,00000127 mm, welche Größe 42,1 Erg p. sec. (1 Erg = 1 mg 1 cm hoch gehoben) gleichkommen würde. Für Geräusche liegen nur empirische Bestimmungen der Reizschwelle unter Angabe der Schallquelle und ihrer Entfernung vom Ohre vor. So fand NÖRR dieselbe beim Fall kleiner Eisenkugeln auf eine Eisenplatte und bei einer Entfernung von 50 cm = 1500 mg-mm[4].

Zur Untersuchung der Intensitätsverhältnisse der Schallempfindungen sind Vorrichtungen erforderlich, die möglichst kurz dauernde Schalleindrücke hervorbringen, deren objective Stärke genau bestimmt werden kann, und deren Qualität sich bei den Veränderungen der Schallintensität nicht merklich ändert. Stehen zusammengesetztere Apparate nicht zu Gebote oder führt man die Beobachtungen an sich selbst aus, so bedient man sich zweckmäßig des in Fig. 145 dargestellten Schallpendels. Dasselbe besteht aus zwei gegen einen Ebenholzklotz vor einer Scala pendelnden Rohrstäben, an denen unten Kugeln aus Hartgummi befestigt sind. In der Ruhelage berühren die Kugeln die einander parallelen Seiten des Ebenholzes. Um einen Schallunterschied von gegebener Größe hervorzubringen, stellt man die rechts und links an der Scala befindlichen Schieber, die zur Aufnahme der Pendelstange eine Rinne darbieten, auf die geeigneten Punkte der Scala ein, führt mit der rechten und linken Hand die Pendel in die Rinne zurück und lässt sie dann rasch nach einander fallen, um die entstehenden Schalle zu vergleichen. Im Moment, wo eine jede Kugel von dem Ebenholz zurückprallt, wird sie durch einen Druck der Hand der entsprechenden Seite auf dem unter ihr befindlichen Fanghebel, dessen Platte mit Filz überzogen ist, geräuschlos aufgefangen, um einen zweiten Schall durch Rückprall unmöglich zu machen. Zur Erzielung einer genau gleichen Beschaffenheit der beiden Schalle ist der Ebenholzklotz auf einem eichenen Fußbrett befestigt, das auf dicken Filzunterlagen steht, und außerdem von den beiden Scalen und deren Träger, sowie von der Tragsäule der Pendel durch Luftzwischenräume getrennt; ferner sind die Pendelstangen zum Behuf der Dämpfung der auf sie fortgepflanzten Schwingungen von einer Filzhülle

[1] M. WIEN, Ueber die Messung der Tonstärke. Diss. Berlin. 1888.
[2] BOLTZMANN und TÖPLER, POGGENDORFFs Annalen, Bd. 141, 1870, S. 349.
[3] Lord RAYLEIGH, Phil. Mag. 15, vol. 38, 1894, p. 365.
[4] A. a. O. Wegen des abweichenden Materials ist damit die ältere von SCHAFHÄUTL (Abhandlungen der bayr. Akademie der Wiss. Bd. 7, S. 517) ausgeführte Bestimmung der Reizschwelle, nach welcher bei Benutzung eines Korks der Schall von 1 mg-mm in 91 mm Entfernung verschwand, nicht vergleichbar. Uebrigens kommen hier selbst bei normalem Gehör sehr bedeutende individuelle Unterschiede vor. Vgl. F. BEZOLD, Ueber die functionelle Prüfung des menschlichen Gehörorgans. 1897, S. 144, 203.

umgeben[1]. Der Apparat ist sowohl bei der Methode der Minimaländerungen, wie auch der richtigen und falschen Fälle anwendbar. Sollen die Versuche über größere Intervalle von Schallstärken ausgedehnt und zugleich die Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen möglich werden, so dient das Fallphonometer (Fig. 146 und 147) zur Erzeugung und Messung der Schallstärken. Dasselbe besteht aus den Fallapparaten, dem Fangkasten zur Aufnahme der fallenden Kugeln und einigen Hülfsvorrichtungen. Vier cylindrische, hinten mit einer Millimetertheilung versehene Stahlstäbe nehmen die elektromagnetischen Kugelhalter (Fig. 147) auf, die vertical verschiebbar sind und an jedem Punkt mittelst der Schraube *J* festgestellt werden können. Die vier Stäbe befinden sich auf einem durch vier Stellschrauben einzustellenden eisernen Stativ *T* (Fig. 146) und sind an ihren oberen Enden durch eine

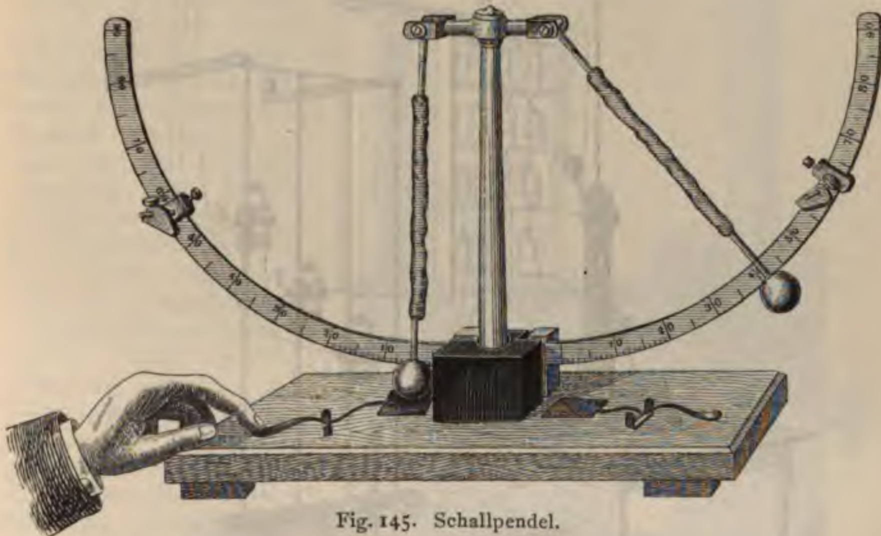


Fig. 145. Schallpendel.

Querstange verbunden, die, um die Stabilität des Apparats zu sichern, mittelst prismatischer Holzstäbe an der Wand befestigt ist. Jeder der vier Kugelhalter, von denen in Fig. 146 nur drei (*I*, *II*, *III*) in verschiedener Höhe angedeutet sind, besteht aus einem Elektromagnete *E* und einem Ankerhebel *Z* (Fig. 147), welche an der prismatisch gestalteten Hülse *M* befestigt sind. Die Marke *k* gibt an der auf *H* befindlichen Millimeterscala genau die Stellung von *M* und damit die entsprechende Fallhöhe der Kugel *K* an. Außer *E* und *Z* trägt *M* noch zwei zur Fixirung der Kugel bestimmte Vorrichtungen *enf* und *lm*. Ebenso befindet sich eine solche (*f' d*) am unteren Ende des Ankerhebels. Der letztere besteht aus dem Halter *Z* mit der Gabel *g*, deren Achse *a*

[1] Um der Gleichheit der Qualität beider Schalle noch sicherer zu sein, kann man sich auch auf die Benutzung eines der beiden Pendel beschränken, das man successiv auf verschiedene Höhe einstellt. Ueber eine hierzu dienende Einrichtung des Apparates vgl. KÄMPFE, Philos. Stud. Bd. 8, 1893, S. 524.

der Drehpunkt des eigentlichen Hebels ist. Dieser trägt an seinem oberen Ende die cylindrische Stange *h* mit dem Laufgewicht *G*. Am andern Hebelarm befindet sich der Anker *c*. Der Spielraum für die Bewegung des letzteren kann mittelst der an *Z* befestigten Schraube *b* beliebig beschränkt werden. Die Einstellung der Kugel *K* geschieht, indem sie zunächst in die Rinne der Platte *l* eingesetzt und dann diese in einem Schlitten verlaufende Platte soweit vorgeschoben wird, dass *K* zwischen den mittelst der Schrauben *f* und *f'* festzustellenden verticalen Platten *n* und *d* so eingeklemmt werden kann, dass *n*

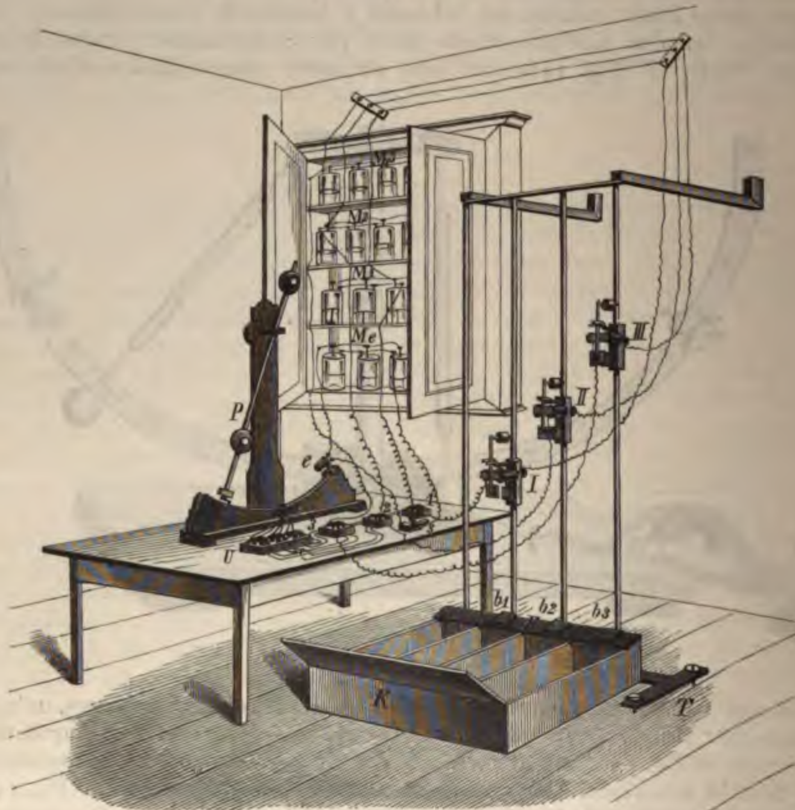


Fig. 146. Fallphonometer mit Hülfsvorrichtungen.

in dem Schlitten *e* genau bis zum Aequator der Kugel herabreicht. Wird nun der Strom des Elektromagnets *E* geschlossen, so wird der Anker *c* gegen *E* bewegt und die Platte *d* an *K* festgedrückt. Schiebt man dann den Träger *l* zurück, so fällt im Moment, wo der Strom wieder geöffnet wird, die Kugel in Folge der durch das Laufgewicht *G* erzeugten Drehung des Ankerhebels. Dieser Fall vollzieht sich, da *n* am Aequator angreift, ohne jede gleitende Reibung. Das an der Unterfläche von *l* befindliche Häkchen *m* dient zur Befestigung eines Lothes, das, wenn *m* bei vorgeschobener Platte *l*

auf den tiefsten Punkt der Kugel eingestellt ist, die Stelle des Fallbretts angibt, die von *K* getroffen wird. Vor dem eisernen Träger *T* (Fig. 146) befindet sich, durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, der Fangkasten *K* mit der Fallunterlage *F*. Die vier Fächer sowie die Wände des ersteren sind mit Tuch und Watte gefüttert, so dass die von den Fallbrettern zurückprallenden Kugeln völlig geräuschlos in sie hineinfallen. Die Fallunterlage *F* besteht aus einem mit einer dicken Filzunterlage bedeckten Holzbrett; auf ihr befindet sich unter jedem Kugelapparat ein kleines Fallbrett aus Ebenholz, b_1, b_2, b_3. Damit in jedem Versuch bei der Benutzung zweier Kugeln, deren Höhenunterschied constant erhalten (Methode der *r*- und *f*-Fälle) oder sehr wenig variirt wird (Minimaländerungen), die Zwischenzeit der beiden Schalle möglichst gleich bleibe, benutzt man zweckmäßig das Contactpendel *P*, dessen Schwingungsdauer durch die Verschiebung zweier dies- und jenseits der Achse gelegenen Linsen in weiten Grenzen variirt werden kann. Dasselbe bewirkt beim Passiren der Gleichgewichtslage die Oeffnung eines Contactes die je nach Einstellung der Wippen *U*, welche mit den Stromwendern 1, 2, 3 und durch diese mit den entsprechenden Kugelapparaten verbunden sind, die Lösung des gewünschten Ankers und dadurch den Fall der zugehörigen Kugel hervorbringt. Der Gang des Pendels muss vollkommen geräuschlos sein; zu diesem Zweck wird dasselbe von einem kleinen Elektromagnete *e* in seitlicher Lage festgehalten und durch Unterbrechung des von *Me* kommenden Stromes mittelst Oeffnung der Wippe *s* in Bewegung gesetzt. Die durch die Stromwender 1, 2, 3 und den Schließungsapparat *U* geleiteten Ströme der

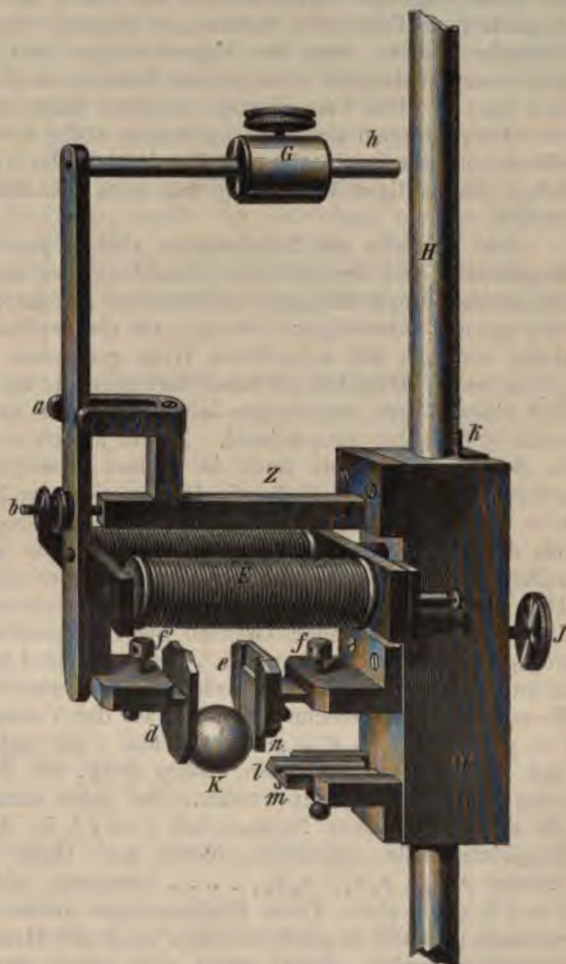


Fig. 147. Ein Kugelhalter des Fallphonometers.

MEIDINGER'schen Batterien M_1, M_2, M_3 sind für die elektromagnetischen Kugelhalter bestimmt. Befinden sich die letzteren in größeren Abständen von einander (Methode der mittleren Abstufungen), so muss entweder vor jedem Fall die Lage des Contactes entsprechend verändert bezw. eine Mehrzahl von Contacten in verschiedener Lage angewandt, oder es muss, indem man auf die Benutzung des Contactpendels verzichtet, die gleichförmige Oeffnung in U nach dem Takte des Metronoms eingeübt werden. Die Ausführung der Versuche fordert, dass der Experimentator und der die Schallstärken vergleichende Beobachter verschiedene Personen sind (unwissentliches Verfahren), und dass in dem Versuchsraum absolute Stille herrsche; namentlich müssen die Manipulationen des Experimentators völlig unhörbar sein. Ferner müssen alle Beobachtungen in der zur Elimination der Fehler der Zeitlage erforderlichen planmäßigen Reihenfolge mit stets gleichbleibenden Pausen ausgeführt werden.

Die Versuche mit Schallstärken sind wegen der kurzen Nachdauer der Empfindung und der geringen Ermüdung des Sinnesorgans zur Prüfung der allgemeinen Empfindungsgesetze besonders geeignet; dagegen führen sie insofern eine gewisse Schwierigkeit mit sich, als die Bestimmung der objectiven Schallstärke ebenfalls auf subjectivem Wege geschehen muss, da wir zureichende physikalische Methoden zur Schallstärkemessung noch nicht besitzen. Die beim Fall einer Kugel entstehende lebendige Kraft ist dem Producte $p \cdot h$ (Gewicht $\times$ Fallhöhe) proportional. Indem jedoch ein Theil dieser Kraft außer in Schallschwingungen noch in andere Bewegungsformen übergeht, unter welchen letzteren die bleibende Deformation der Kugel und der Fallunterlage eine wichtige Rolle spielt, wird nur dann eine Proportionalität der Schallstärke mit dem Producte $p \cdot h$ zu erwarten sein, wenn jene Deformation wegen der vollkommenen Elasticität der benutzten Körper eine sehr geringe ist. In der That fand P. STARKE[1] bei dem oben beschriebenen Fallphonometer innerhalb der hier anzuwendenden Grenzen diese Proportionalität annähernd bestätigt, wogegen VIERORDT[2], OBERBECK[3], TISCHER[4] und MERKEL[5] bei der Benutzung anderer Vorrichtungen mehr oder minder erhebliche Abweichungen fanden. Diese Beobachter berechneten daher aus den Versuchen eine empirische Formel $i = p\,h^{\varepsilon}$ oder $i = p^{\eta}\,h^{\varepsilon}$, worin η und ε als variable Elemente angenommen und für jede der benutzten Höhen bezw. bei der zweiten Formel auch für jedes Gewicht bestimmt wurden. Bei jeder derartigen Bestimmung werden die einem gegebenen Normalschall $i = p\,h$ in der Empfindung gleichenden Vergleichsschalle aufgesucht, indem man theils p theils h variirt und die Werthe $p_1 h_1$, $p_2 h_2$, $p_3 h_3$, ... bestimmt, die subjectiv der Schallstärke $i = p\,h$ gleich sind. Diese Bestimmungen müssen wieder zur Elimination der constanten Fehler in allen Zeitlagen nach der Methode der Minimaländerungen ausgeführt werden. Dabei ergibt sich jedoch stets ein uneliminirbarer constanter Fehler, der von der Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes herrührt, da

[1] Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 264 ff.

[2] Zeitschrift für Biologie. Bd. 14, S. 303 ff. WIEDEMANNS Annalen. Bd. 18, S. 471. Vgl. hierzu meinen Aufsatz über Schallstärkemessung ebend. S. 695 ff.

[3] WIEDEMANNS Annalen. Bd. 13, S. 222 ff.

[4] Philos. Stud. Bd. 1, 1883, S. 543 ff.

[5] Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 117 ff. Bd. 4, 1887, S. 251 ff.

in Folge des letzeren von zwei verglichenen Schallintensitäten die größere zu klein geschätzt wird. Indem aber dieser relative Schätzungsfehler innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes constant ist, kann er bestimmt und in Rechnung gebracht werden.

Die Schallempfindungen bilden bis jetzt dasjenige Empfindungsgebiet, für welches das WEBER'sche Gesetz in weitestem Umfange bestätigt ist. Doch gilt dies nur für die Minimalmethoden, während bei den mittleren Abstufungen je nach dem Versuchsverfahren die Ergebnisse zwischen der geometrischen und der arithmetischen Theilung der zwischen den beiden Grenzreizen gelegenen Strecke schwanken. Einen Ueberblick über diese Resultate geben die folgenden, den Versuchen von MERKEL und ANGELL entnommenen Tabellen. Die Versuche von MERKEL sind mit einem einfacheren Apparate und mittelst Stahlkugeln, die auf eine harte Holzplatte fielen, ausgeführt. Die Schallstärke wurde durch Variirung sowohl des Gewichtes wie der Fallhöhe verändert; zugleich war das Verfahren ein wissentliches, und es wurde r_m mittelst minimaler Abstufungen gefunden. Die Versuche ANGELLS wurden mit dem obigen Fallphonometer, mit Elfenbeinkugeln gleichen Gewichts, die von

I. Methode der Minimaländerungen (MERKEL)[1].

r	$\frac{r_0}{r}$	$\frac{r}{r_u}$	r_0	Δr	R	Δ	$\frac{\Delta}{r}$
0,48	1,417	1,405	0,68	0,17	0,51	0,03	$\frac{1}{12}$
0,87	1,389	1,345	1,20	0,28	0,92	0,05	$\frac{1}{17}$
2,45	1,372	1,380	3,37	0,79	2,58	0,13	$\frac{1}{19}$
4,71	1,352	1,344	6,36	1,43	4,93	0,22	$\frac{1}{21}$
12,57	1,343	1,361	16,88	3,82	13,06	0,49	$\frac{1}{26}$
25	1,351	1,362	33,77	7,70	26,07	1,07	$\frac{1}{23}$
54,56	1,345	1,366	73,38	16,72	56,66	2,1	$\frac{1}{26}$
116,3	1,346	1,325	156,6	34,42	122,2	5,9	$\frac{1}{20}$
231,4	1,380	1,362	319,2	74,65	244,5	13,1	$\frac{1}{18}$
446,5	1,375	1,333	614,0	139,5	474,5	28	$\frac{1}{16}$
839,9	1,355	1,383	1138	265,3	872,7	32,8	$\frac{1}{26}$
1528	1,370	1,325	2094	470,5	1624	96	$\frac{1}{16}$
2569	1,375	1,346	3532	811,5	2721	152	$\frac{1}{17}$
5115	1,363	1,357	6955	1592	5363	248	$\frac{1}{21}$

[1] Philos. Stud. Bd. 5, 1889, S. 514.

II. Methode der mittleren Abstufungen.

A. (Merkel.)[1]

r_1	r_2	r_m	r_g	r_a	f_g	f_a
2,025	6,075	4,060	3.508	4,050	0,157	0,002
4.993	14,98	9,911	8,648	9.986	0,146	— 0,006
9,886	29,66	19,88	17.12	19,77	0,161	0,006
39,73	119,2	80,39	68.81	79,46	0,169	0,012
77,89	233,7	155,0	134.9	155,8	0,149	— 0,005
146,6	439,8	305,4	253,9	293,2	0,203	0,042
260,8	782,4	524,6	451,7	521,6	0,161	0,006
795,2	2386	1600	1377	1591	0,162	0,006
1234	3702	2461	2137	2468	0,152	— 0,003

B. (Angell.)[2]

$r_1 : r_2$	r_g	r_a	r_m		f_g		f_a	
			1	2	1	2	1	2
10 : 40	20	25	19,62	20,49	— 0,0019	0,0024	— 0,215	— 0,18
20 : 60	34,6	40	35,00	35,75	0,011	— 0,033	— 0,120	— 0,106
15 : 60	30	37,5	28,60	32,33	— 0,046	0,077	— 0,237	— 0,138
20 : 80	40	50	41.61	43.71	0,040	0,092	— 0,167	— 0,125
20 : 100	44,7	60	43.77	51,11	— 0,020	0,143	— 0,103	— 0,149

verschiedener Höhe herabfielen, unter Anwendung des unwissentlichen Verfahrens und unregelmäßiger Variirung des mittleren Reizes angestellt. In I sind die Fundamentalwerthe der Methode der Minimaländerungen angegeben (vgl. S. 476). In II bezeichnen r_1 und r_2 den oberen und unteren Grenzreiz, r_m die zwischen ihnen geschätzte Mitte, r_g und r_a das geometrische und arithmetische Mittel von r_1 und r_2, f_g und f_a die Differenzverhältnisse $\frac{r_m - r_g}{r_g}$ und $\frac{r_m - r_a}{r_a}$. Die Versuche *A* beziehen sich auf einen, *B* auf zwei Beobachter (1, 2).

Wie die Methode der Minimaländerungen (I), so ergab die der *r*- und *f*-Fälle eine Bestätigung des Weber'schen Gesetzes[3]. Dagegen zeigen die Tabellen II sehr deutlich, dass bei der Schätzung größerer Empfindungsintervalle die Methode von wesentlichem Einfluss ist. Wie Merkel, so fand

[1] Ebend. S. 519.
[2] Philos. Stud. Bd. 7, 1892, S. 465.
[3] Kämpfe, Philos. Stud. Bd. 8, 1893, S. 511 ff. und Taf. I.

auch ANGELL bei regelmäßig in minimalen Abstufungen vorgenommenen Variationen des mittleren Reizes im allgemeinen eine größere Annäherung an die arithmetische als an die geometrische Mitte. Doch ergab sich zugleich, dass hierbei die Erwartung einen großen Einfluss auf das Resultat ausübte, indem Veränderungen der Ausgangspunkte und Stufengrößen des variabeln Reizes jedesmal die geschätzte Reizmitte veränderten, so dass sich diese gelegentlich der geometrischen mehr als der arithmetischen Mitte nähern konnte. Da aber dieses Resultat nur bei Versuchen, in denen eine Erwartungstäuschung mitwirkte, erhalten wurde, so liefert es keinen entscheidenden Beweis gegen das von MERKEL gewonnene Ergebniss.

b. Lichtempfindungen.

Dass unsere Auffassung der Lichtempfindungen nicht proportional der objectiven Lichtstärke sondern langsamer zunimmt, ist aus zahlreichen Erfahrungen ersichtlich. Der Schatten, den ein dunkler Gegenstand im Mondlichte entwirft, verschwindet, wenn man eine hellleuchtende Lampe in die Nähe bringt; ein Schatten im Lampenlicht verschwindet hinwiederum, wenn die Sonne zu leuchten beginnt. Aehnlich verschwindet das Licht der Sterne im Tageslicht. In allen diesen Fällen sind die objectiven Helligkeitsunterschiede gleich groß: das Sonnenlicht fügt zu dem Lampenschatten und seiner helleren Umgebung, zu dem Sternenlicht und dem dunkeln Himmelsgrund gleiche absolute Helligkeitsmengen hinzu. Helligkeitsdifferenzen von constant bleibender Größe werden also nicht mehr bemerkt, wenn die Lichtintensität zunimmt. Lässt man dagegen, statt bei gleich bleibender Helligkeitsdifferenz die absolute Lichtintensität zu steigern, zwei in Vergleich gezogene Helligkeiten immer im gleichen Verhältniss zu- oder abnehmen, so scheinen sich auch die Empfindungen um gleich merkliche Grade zu ändern. Betrachtet man z. B. Wolken von verschiedener Helligkeit oder eine Zeichnung mit Schattirungen zuerst mit freiem Auge und dann durch verdunkelnde graue Gläser, so sind in beiden Fällen feine Abstufungen der Helligkeit ungefähr mit gleicher Deutlichkeit sichtbar[1]. Das nämliche lehrt die Vergleichung der photometrisch ausgeführten Helligkeitsmessungen der Sterne mit dem subjectiven Lichteindruck, den die Sterne hervorbringen. Nach dem letzteren sind dieselben von den Astronomen in Größenclassen eingetheilt worden, da ein leuchtender Punkt um so größer erscheint, je heller er gesehen wird. Hierbei ergab sich, dass die scheinbaren Sterngrößen in arithmetischem Verhältnisse zunehmen, wenn ihre objectiven Helligkeiten in geometrischem wachsen, eine Beziehung, die offenbar dem WEBER'schen Gesetze entspricht[2].

---

[1] FECHNER, Abhandl. der kgl. sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. 4, 1859, S. 458.

[2] FECHNER, ebend. S. 492, und Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 158.

Direct suchten BOUGUER und FECHNER die Unterschiedsschwelle für Helligkeiten zu bestimmen, indem sie sich der Schattenvergleichung bedienten. Eine weiße Tafel *a b* (Fig. 148) wird mit zwei Flammen *L* und *L'* von gleicher Lichtintensität erleuchtet und vor ihr ein Stab *S* aufgestellt, der zwei Schatten *l* und *l'* auf die Tafel wirft. Das eine Licht *L'* wird bei einer bestimmten Distanz des anderen *L* so weit entfernt, bis der entsprechende Schatten *l'* nicht mehr sichtbar ist. Ist *s* die Entfernung des näheren Lichtes *L*, *s'* diejenige des entfernteren *L'*, so verhalten sich die Intensitäten *J* und *J'* der auf der Tafel anlangenden Lichtstrahlen umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen, also wie $s'^2 : s^2$. Ist z. B. *L'* 10 mal so weit von der Tafel entfernt wie *L*, so ist $J' = {}^1/_{100} J$. Nun ist aber der Schatten *l'* nur von dem Lichte *L*, die Umgebung dagegen von beiden Lichtquellen erleuchtet: die Stelle *l'* hat also die

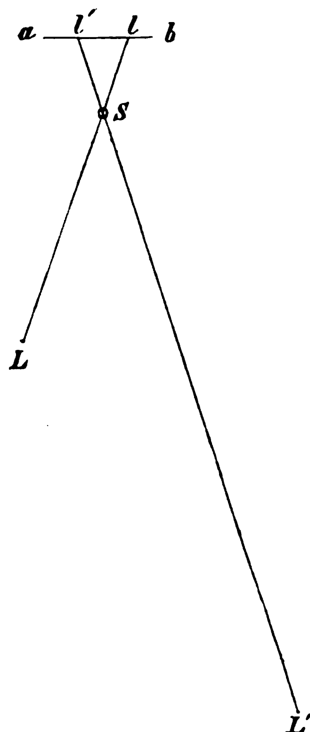


Fig. 148. Schattenversuche nach BOUGUER.

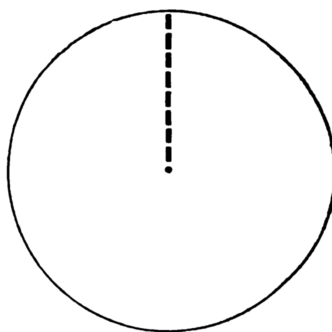


Fig. 149. MASSON'sche Scheibe.

Lichtintensität *J*, ihre nächste Umgebung die Intensität $J + J'$. Im Moment, wo der Schatten *l'* verschwindet, ist demnach der von *L'* herrührende Beleuchtungszuwachs *J'* unmerklich geworden. BOUGUER fand auf diese Weise, dass bei verschiedenen Lichtintensitäten der Schatten verschwand, wenn sein Helligkeitsunterschied $^1/_{64}$ war. VOLKMANN fand als Mittelwerth $^1/_{100}$ [1]. In späteren genauer ausgeführten Versuchen ergab es

[1] FECHNER, Psychophysik, Bd. 1, S. 148.

sich, dass dieser Werth nicht ganz constant blieb, sondern mit der Lichtstärke veränderlich war, so dass er z. B. in einer Versuchsreihe bei geringer Lichtstärke $^1/_{65,6}$, bei größerer $^1/_{195}$ betrug[1]. Doch waren diese bedeutenden Abweichungen hauptsächlich durch die rasche Zunahme der Schwellenwerthe bei geringen Lichtstärken veranlasst. Aehnliche Resultate erhielt MASSON mit rotirenden Scheiben (Fig. 149). Auf einer weißen Kreisfläche zieht man in der Richtung eines Radius einen unterbrochenen Strich von constanter Breite. Wird nun die Scheibe durch ein Uhrwerk in sehr schnelle Rotation versetzt, so erscheinen graue Ringe, deren Unterschied von der Helligkeit des Grundes mit zunehmendem Radius abnimmt[2]. Man bestimmt dann den Punkt der Scheibe, wo die grauen Ringe aufhören sichtbar zu sein, und erhält so die Unterschiedsempfindlichkeit bei der gegebenen Lichtstärke. Um zu untersuchen, ob dieselbe bei wechselnder Lichtstärke constant bleibt oder sich ändert, betrachtet man die Scheibe bei verschiedener objectiver Beleuchtung. Bleibt die Unterschiedsempfindlichkeit unverändert, so müssen die grauen Ringe immer an der nämlichen Stelle des Radius verschwinden. Dies fand MASSON in der That annähernd bestätigt, und er schätzte hiernach die Unterschiedsschwelle ziemlich übereinstimmend mit VOLKMANNs Schattenversuchen auf $^1/_{100}$—$^1/_{120}$[3]. Dagegen erhielten HELMHOLTZ[4] und AUBERT[5] nach der gleichen Methode größere Differenzen der relativen Unterschiedsempfindlichkeit, so dass die Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes überhaupt in Frage gestellt schien. Alle diese Versuche litten jedoch unter dem Uebelstand, dass sie zumeist bei wechselnder Tagesbeleuchtung ausgeführt wurden, mit deren Veränderungen sich zugleich die Weite der Pupillen und, wie AUBERT selbst schon hervorhob, der Zustand der Netzhaut verändert, so dass die so gewonnenen Werthe der Unterschiedsschwelle ebenso wenig wie etwa die bei verschiedenen Ermüdungszuständen eines Sinnesorgans erhaltenen Ergebnisse vergleichbar sind. Um diese störenden Einflüsse möglichst fern zu halten, führte daher KRAEPELIN[6] die Versuche mit der MASSON'schen Scheibe im Dunkelzimmer bei constant bleibender Adaptation der Netzhaut aus, indem er

[1] VOLKMANN, Physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik. Bd. 1, 1863, S. 56f. AUBERT, Physiologie der Netzhaut. 1865, S. 58 f.

[2] Setzt man nämlich die Lichtstärke des weißen Grundes = 1, so ist, wenn d die Breite des schwarzen Strichs und s die durch photometrische Vergleichung mit dem weißen Grund bestimmte Helligkeit des verwendeten Schwarz bezeichnet, die Helligkeit h des grauen Ringes:

$$h = 1 - \frac{ds}{2r\pi}.$$

[3] MASSON, Ann. de chim. et de phys. 3. sér. t. 20, p. 129.

[4] HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 315.

[5] AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 70 f.

[6] KRAEPELIN, Philos. Stud. Bd. 2, 1885, S. 306, 651.

die Scheiben durch eine constant bleibende Lichtquelle erleuchtete und dann durch photometrisch bestimmte graue Gläser, durch die das Auge blickte, den Lichteindruck abschwächte[1]. Es ergab sich auf diese Weise innerhalb weiter Grenzen eine fast vollkommene Constanz der Unterschiedsschwelle. Diese war bei einem Maximum künstlicher Beleuchtung (durch zwei Petroleumflammen in 25 cm Abstand erzeugt) = $^1/_{121,52}$, und sie blieb unverändert, wenn die Lichtintensität im Verhältniss von 1000 zu 300 abnahm; erst bei weiterer Abnahme fing sie langsam zu steigen an, so dass sie, als die Lichtstärke etwa auf 3,6 herabgesetzt war, $^1/_{100}$ erreichte. Zu denselben Ergebnissen gelangte O. SCHIRMER[2] bei Anwendung eines ähnlichen Verfahrens, sowie MERKEL[3], der zwei leuchtende Mattglasflächen im Dunkelzimmer unter Anwendung der Methode der Minimaländerungen verglich.

Auch bei den Lichtempfindungen führte nun die Schätzung größerer Reizintervalle nach der Methode der mittleren Abstufungen zu Ergebnissen, die mit denjenigen der Minimaländerungen nicht in Uebereinstimmung stehen, dabei aber zugleich nach den besonderen Versuchsbedingungen nicht unbeträchtlich von einander abweichen. Bei der Vergleichung simultaner Lichteindrücke näherte sich nämlich der durch Abstufung gefundene Reiz r_m, welcher zu zwei gegebenen Lichtstärken r_u und r_o die Empfindungsmitte bildete, mehr dem geometrischen Mittel, während er bei successiven Eindrücken nahezu mit dem arithmetischen Mittel zusammenfiel. Dabei ist jedoch zu beachten, dass hier außerdem durch die je nach dem Verhältniss der verglichenen Helligkeiten in verschiedenem Grade einwirkenden Contrasterscheinungen und Nachbildwirkungen eine wesentliche Complication der Versuche entsteht. Modificirt nämlich der Contrast unter allen Umständen die simultane Vergleichung, so wird sich bei der successiven die Nachbildwirkung voraussichtlich besonders bei den höheren Lichtstärken geltend machen.

Eine absolute Bestimmung der Reizschwelle für die Lichtempfindungen ist deshalb kaum möglich, weil selbst in absoluter Finsterniss schwache subjective Erregungen stattfinden, die wahrscheinlich von dem Druck der flüssigen Augenmedien und der Muskelspannungen herrühren. Diese Erregungen hat man mit einem wenig passenden Namen als »Eigenlicht der Netzhaut« bezeichnet. Die Schwankungen derselben geben sich an den von PURKINJE[4] beschriebenen Lichtnebeln und Lichtfunken im dunkeln Gesichtsfeld zu erkennen. Immerhin kann eine Reizschwelle in

[1] Näheres über die Erscheinungen der Adaptation vgl. unten Cap. X, Nr. 4.
[2] O. SCHIRMER, Archiv für Ophthalmologie. Bd. 36, 4, S. 121 ff.
[3] MERKEL, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 566 ff.
[4] Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. Bd. 1, 1829, S. 78 f.

dem Sinne auch hier bestimmt werden, dass man die geringste Lichtintensität misst, die in absoluter Dunkelheit im Contrast gegen dieses mehr oder weniger von schwachen subjectiven Erregungen erfüllte dunkle Gesichtsfeld empfunden wird. Nach einigen Beobachtungen beginnen Metalle, wie Eisen, Zinn, Platin, bei einer Temperatur von 335—370° C. im Dunkeln zu leuchten. AUBERT schätzte diese Lichtintensität, freilich sehr approximativ, zu $^1/_{300}$ der Lichtstärke eines weißen Papiers, von welchem das Licht des Vollmondes reflectirt wird[1]. LANGLEY suchte die Schwelle in Energiewerthen zu bestimmen, indem er einen feinen Spalt während einer sehr kurzen Zeit erleuchtete und die zu einem eben merklichen Reiz erforderliche Energie der Lichtwellen berechnete. Er schätzte so dieselbe im äußersten Roth auf etwa $^1/_{1000}$ Erg, worauf sie im Grün bis auf $^1/_{100000}$ dieser Größe (also etwa auf $^1/_{100000000}$ Erg) stieg, um dann allmählich bis zum Violett wieder auf $^1/_{1600}$ des Werthes im Roth zu sinken[2]. Auf Grund analoger Bestimmungen schätzt M. WIEN das Verhältniss der Energieschwellen von Gesicht und Gehör annähernd auf 1 : 6. (Vgl. oben S. 509.) Diese Bestimmungen sind übrigens mit denen AUBERTs schon deshalb nicht vergleichbar, weil sich diese auf einen dauernden, jene auf einen annähernd momentanen Reiz beziehen. Gerade in ihrer Reaction auf momentane Reize ist aber die Netzhaut allen künstlichen photochemischen Vorrichtungen weit überlegen: sie übertrifft hier unsere empfindlichsten photographischen Platten mindestens um das hundertfache, während freilich die Empfindlichkeit dieser durch die Verlängerung der Expositionszeit beliebig gesteigert werden kann, was beim Auge nicht der Fall ist, dessen Empfindlichkeit im Gegentheil durch die Verlängerung der Reizdauer abnimmt. In den verschiedenen Regionen der Netzhaut ist übrigens die Reizschwelle nicht ganz constant, sondern für die Seitentheile erheblich kleiner als für das Centrum, da ein leuchtender Punkt im indirecten Sehen heller erscheint als im directen, obgleich in Folge der schrägen Richtung des einfallenden Strahlenkegels die objective Lichtstärke eine geringere sein muss[3]. Ferner ist sie von der Größe der beleuchteten Fläche abhängig, und sie steigt plötzlich rasch an, wenn diese Größe unter eine bestimmte minimale Grenze sinkt. Letztere entspricht nach CHARPENTIER bei ruhenden Objecten für alle Theile der Netzhaut einem linearen Bild von 0,17 mm oder einer Objectgröße von 2 mm Durchmesser in 20 cm Entfernung. Unter dieser Grenze muss die Beleuchtungsstärke in gleichem Verhältnisse wachsen, als die beleuchtende Oberfläche

---

[1] AUBERT, Grundzüge der physiologischen Optik. 1876, S. 485.
[2] LANGLEY, Phil. Mag. (5) vol. 27, 1889, p. 1.
[3] KIRSCHMANN, Philos. Stud. Bd. 5, 1889, S. 447 ff. Vgl. a. A. E. FICK, PFLÜGERS Archiv, Bd. 43, 1888, S. 441.

abnimmt, wenn das Object sichtbar bleiben soll[1]. Diesen Veränderungen der Reizschwelle entsprechen zugleich solche der relativen Unterschiedsempfindlichkeit, indem sich diese nach MÜLLER-LYER mit der Verkleinerung der Ausdehnung der Reize ebenfalls vermindert[2].

Zur Untersuchung der psychophysischen Verhältnisse des Gesichtssinnes können im allgemeinen die verschiedenen Formen von Photometern, die zur Vergleichung objectiver Lichtstärken dienen, Verwendung finden: so der in Fig. 148 skizzirte Schattenphotometer oder auch photometrische Vorrichtungen, bei denen die durch matte Flächen hindurchscheinenden Lichtquellen, analog wie bei dem BUNSEN'schen Photometer, direct verglichen werden. Einer Vorrichtung letzterer Art mit successiver Vergleichung der Lichtstärken bediente sich MERKEL. Dadurch sind die störenden Wirkungen des Contrastes ausgeschlossen. Doch müssen, um Nachbildwirkungen zu vermeiden, Pausen zwischen den Beobachtungen eintreten, welche die Vergleichung erschweren[3]. Wenig empfehlenswerth sind trotz ihrer Vorzüge für rein photometrische Zwecke in diesem Falle die Polarisationsphotometer, da wegen des für die Beziehung zwischen der Drehung des Nicols und der Intensitätsänderung gültigen Tangentengesetzes die Messungsfehler in den verschiedenen Theilen der Scala außerordentlich wechseln, so dass in den Grenzfällen die Fehler der Einstellung des Instrumentes die Größe der zu messenden Unterschiedsschwelle übersteigen. In mancher Beziehung den photometrischen Vorrichtungen überlegen sind die rotirenden Scheiben, von denen die MASSON'sche (Fig. 149) eine einfache Form ist. Statt ihrer können auch Scheiben, auf denen schwarze und weiße Sectoren von verschiedener Breite angebracht sind, verwendet werden. Versuche dieser Art sind zuerst von DELBOEUF nach der Methode der mittleren Abstufungen ausgeführt worden[4]. Sein Verfahren bestand darin, dass er auf einer weißen Scheibe verstellbare schwarze Sectoren von veränderlicher Breite anbrachte und die Scheibe in Rotation versetzte (Fig. 150). Die Breite der Sectoren wurde so abgestuft, dass bei der Rotation graue Ringe entstanden, von denen je ein mittlerer zu dem innern und äußern, die ihm benachbart waren, gleich stark contrastirte.

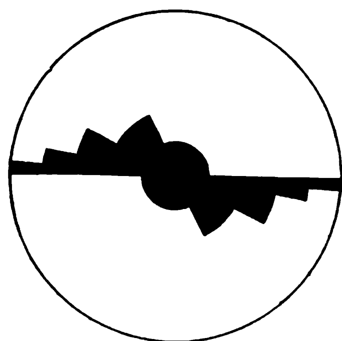


Fig. 150. DELBOEUFs rotirende Scheibe mit abgestuften grauen Ringen.

Bezeichnet man die Breite dreier Sectoren in der Reihenfolge von außen nach innen mit δ, δ' und δ'', so würde das WEBER'sche Gesetz verlangen, dass überall $\frac{\delta}{\delta'} = \frac{\delta'}{\delta''}$ genommen werden muss. Die auf die angegebene Weise

[1] CHARPENTIER, Compt. rend. t. 95, p. 96, 148. t. 96, p. 858, 1079.
[2] MÜLLER-LYER, Archiv für Physiologie, 1889, Suppl., S. 117 ff.
[3] MERKEL, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 553 ff.
[4] DELBOEUF, Étude psychophysique. 1873, p. 50.

ausgeführten Beobachtungen leiden jedoch, wie ALFR. LEHMANN zeigte, so sehr unter dem Einfluss des Contrastes, durch den die Helligkeitsunterschiede benachbarter grauer Ringe vergrößert erscheinen, namentlich des Randcontrastes, dass genauere Bestimmungen hierdurch unmöglich werden. Zweckmäßiger bedient man sich daher des in Fig. 151 dargestellten Rotationsapparates. Auf einem Tisch T befindet sich eine Rinne, in welcher das Triebrad R und die drei Scheiben S_1, S_2, S_3 von je 60 cm Durchmesser mittelst der zu ihnen gehörigen Stative beliebig verschoben und festgeschraubt werden können. Von dem Triebrad aus laufen über die Rollen, an denen die Scheiben befestigt sind, Schnüre, so dass beim Drehen der Kurbel R die drei Scheiben in rasche Rotation gerathen. Neben einem solchen großen Rotationsapparat zur Herstellung größerer Flächen von verschiedener Helligkeit wendet man dann noch eine größere Anzahl kleinerer mit je einer Scheibe von 10—20 cm Durchmesser an, die vor diesen Flächen aufgestellt werden können, und deren jeder durch ein Federuhrwerk in Rotation versetzt wird. Um die Helligkeitsverhältnisse der rotirenden Scheibe aus dem Verhältniss der Sectorenbreiten

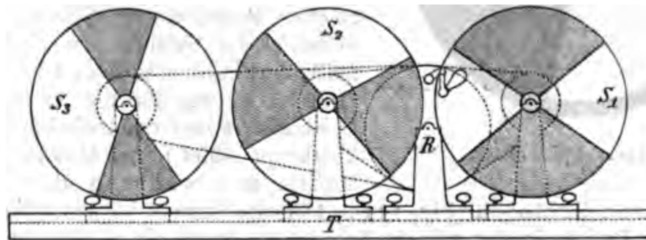


Fig. 151. Rotationsapparat mit drei großen Scheiben.

bestimmen zu können, ist eine genaue Ermittelung des Lichtverhältnisses des verwendeten Weiß zu dem schwarzen Pigment, das zur Herstellung der schwarzen Sectoren dient, erforderlich. Zu diesem Zweck müssen die Lichtintensitäten mit einem möglichst minimalen Schwarz von constanter Helligkeit verglichen werden, indem man bestimmt, wie viel von dem verwendeten Weiß zu jenem annähernd absoluten Schwarz hinzugefügt werden muss, um das Schwarz des benutzten Pigmentes zu erhalten. Zu solchen Bestimmungen bedient man sich eines auf seiner Innenfläche mit dunkelstem, schwarzem Sammt gefütterten Kastens, der gegen das beobachtende Auge hin eine mittelst einer Schiebevorrichtung beliebig variirbare rechteckige Oeffnung besitzt. Vor dieser Oeffnung stellt man einen kleinen Rotationsapparat auf, dessen Scheibe an der der Oeffnung entsprechenden Stelle einen Ausschnitt von der Winkelgröße a besitzt, der nach innen von einem aus dem benutzten schwarzen Pigment hergestellten Sector begrenzt wird. Wird nun dem letzteren diejenige Winkelgröße b gegeben, bei welcher die bei der Rotation entstehenden aneinanderstoßenden Ringe genau das gleiche Grau darbieten, so ist, wenn man die Helligkeit des schwarzen Pigmentes $= 1$, die des Weiß der Scheibe $= x$ setzt, und wenn man annimmt, dass die aus dem dunkeln Raum ausgestrahlte Lichtmenge verschwindend klein sei, $(360 - a)\ x = b + (360 - b)\ x$ oder $x = \frac{b}{b - a}$ [1].

[1] KIRSCHMANN, Philos. Stud. Bd. 5, 1889, S. 292 ff.

Zur Variirung der Helligkeit von Lichtquellen oder hellen Flächen, deren Vergleichung zur Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit dient, benützt man am zweckmäßigsten den zuerst von AUBERT[1] angewandten Episkotister, den die Fig. 152 in einer modificirten Form veranschaulicht. Derselbe besteht aus einem getheilten Kreis, der durch zwei feste Sectoren aus dünnem Schwarzblech mit einer kleinen zur Befestigung am Rotationsapparat dienenden mittleren Scheibe zusammenhängt. Eine Anzahl weiterer beweglicher schwarzer Sectoren, die übereinander geschoben werden können, macht es möglich, den schwarzen Theil der Scheibe eventuell bei geringer Winkelgröße des festen Sectors von 10° bis 360° zu variiren. Durch die zwischen den schwarzen Sectoren bleibenden Oeffnungen dringt das Licht der in angemessener Entfernung hinter dem Episkotister aufgestellten Lichtquelle oder leuchtenden Fläche, das sich bei rascher Rotation der Scheibe mit dem Schwarz der Sectoren zu einem gleichmäßigen Eindruck mischt. Eine werthvolle Hülfsvorrichtung für die Anwendung des Episkotisters und der rotirenden Scheiben überhaupt bildet ferner MARBES Rotationsapparat mit während der Rotation verstellbaren Sectoren (Fig. 153). Derselbe besteht im wesentlichen darin, dass an der Peripherie der mittelst Schnurlaufs durch einen Elektromotor oder durch Handbetrieb zu drehenden durchbrochenen Metallscheibe eine Darmsaite



Fig. 152. Episkotister.

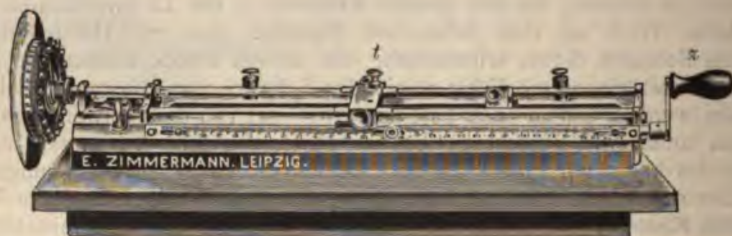


Fig. 153. MARBES Rotationsapparat mit während der Rotation verstellbaren Sectoren.

befestigt ist, durch deren Spannung ein Sector der Scheibe festgehalten wird, während bei nachlassender Spannung dieser Sector entweder vor einem andern Sector zurückweicht oder (bei der Verwendung der Scheibe als Episkotister) eine Oeffnung der Scheibe frei lässt. Indem nun mittelst der Bewegung des kleinen Schlittens *t*, die direct oder durch Drehung des Handgriffs *z* bewirkt wird, die Spannung der Darmsaite stetig verändert werden kann, lassen sich die entsprechenden Sectorenbreiten oder Episkotisterausschnitte beliebig während der

[1] Physiologie der Netzhaut, S. 33 f.

Rotation der Scheihe verändern [1]. Die Versuche mit dem Episkotister werden am besten im Dunkelzimmer angestellt, d. h. in einem überall schwarz angestrichenen, nur mit schwarzen Geräthen ausgestatteten Raum ohne Fensteröffnungen. Als Lichtquellen benutzt man, da es leider noch an exacten physikalischen Hülfsmitteln zur Erzeugung von Lichtstärken nach absolutem Maß fehlt (die sogenannten Normalkerzen sind ganz inconstant), zweckmäßig Petroleumlampen mit stets gleich bleibender Flamme (Rundbrenner) und sehr großem Flüssigkeitsbehälter, in welchem das Niveau annähernd constant erhalten wird.

Die Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit für die Intensität farbiger Lichteindrücke kann, wenn man Pigmente anwendet, ebenfalls mit dem Farbenkreisel ausgeführt werden, wobei man entweder glanzlose farbige Papiere in auffallendem Lichte oder nach dem Vorgang von KIRSCHMANN farbige Gelatineplatten im durchfallenden Lichte an episkotisterähnlichen Scheiben verwendet. Die letzteren haben den Vortheil, dass durch geeignete Combination verschiedenfarbiger Platten Farben hergestellt werden können, die fast vollkommen den einfachen Spektralfarben gleichkommen [2]. Durch Mischung solcher Farbensectoren mit Schwarz und Weiß bei der Rotation lassen sich die Helligkeitsgrade und Sättigungen der Farben abstufen. Zur Untersuchung der Helligkeitsempfindung der Spektralfarben benutzt man im wesentlichen die nämlichen Vorrichtungen, die zur Untersuchung der qualitativen Verhältnisse der Farbenempfindung dienen. (Vergl. über diese Cap. X, 4.)

Die älteren Versuche über die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtstärken leiden durchweg unter dem Uebelstande, dass sie theils mit unzulänglichen Methoden, theils ohne Rücksicht auf Contrast, Adaptation der Netzhaut u. s. w. ausgeführt worden sind. Den großen Einfluss der Adaptation auf die Unterschiedsempfindlichkeit hat schon AUBERT nachgewiesen. Er fand z. B., dass bei kurzem Aufenthalt im Dunkeln bei einer minimalen Lichtstärke die Unterschiedsschwelle nur $^1/_4$ betrug, nach einiger Zeit aber auf $^1/_{25}$ sich erhoben hatte [3]. Wenn nun auch bei den gewöhnlichen Versuchen über Unterschiedsempfindlichkeit diese Adaptationseinflüsse bei weitem nicht so groß sind, so sind sie doch jedenfalls groß genug, um eine sichere Bestimmung der Unterschiedsschwelle und namentlich die Beantwortung der Frage nach der Constanz derselben unmöglich zu machen. Ganz lassen sie sich natürlich nicht eliminiren, da schon die zu vergleichenden Lichteindrücke selbst solche Einflüsse ausüben. Immerhin können sie durch die Beseitigung aller sonstigen Lichteinwirkungen und durch die möglichste Constanz der Helligkeit sehr vermindert werden. Bei Festhaltung dieser Bedingungen ergibt sich nun unzweifelhaft, dass das WEBER'sche Gesetz um so vollständiger zutrifft, eine je vollkommenere

[1] C. MARBE, Physiol. Centralblatt, 1894, S. 811. Ein ähnlicher, aber wesentlich complicirterer Apparat ist von LUMMER und BRODHUN construirt worden (Zeitschrift für Instrumentenkunde, Bd. 16, 1896, S. 305).

[2] KIRSCHMANN, Philos. Stud. Bd. 6, 1891, S. 543. Nur das Gelb ist mittelst der Gelatineplatten nicht hinreichend spektroskopisch rein zu gewinnen. Man bedient sich zur Herstellung dieser Farbe am besten nach LANDOLTs Vorschlag zweier hinter einander in das Licht eingeschalteter Glaströge, deren einer mit Kaliumdichromat, der andere mit einer Mischung von Uranylsulfat (MSO_6) und Uransulfat (MS_2O_8) gefüllt ist (W. HELLPACH, Philos. Stud. Bd. 15, 1899, S. 530). Solche »Strahlenfilter« lassen sich bei geeigneter Construction der Apparate eventuell auch als Sectoren rotirender Scheiben verwenden.

[3] AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 67 ff.

Adaptation bei jeder Lichtstärke eingetreten ist. In Folge dessen hat nun aber HERING wiederum die Vermuthung ausgesprochen, das WEBER'sche Gesetz selbst sei ein Ausdruck der stattfindenden Adaptation, und zwar möglicher Weise sowohl der Adaptation der Pupille wie des nervösen Apparates[1]. Bezüglich des ersteren Punktes zeigte KRAEPELIN, dass das WEBER'sche Gesetz innerhalb der nämlichen Grenzen seine Gültigkeit bewahrt, wenn durch Atropinisirung des Auges die Adaptation der Pupille aufgehoben ist[2]. Natürlich lässt sich die Netzhautadaptation nicht in der gleichen Weise eliminiren, und um die Versuche möglichst constanten Bedingungen zu unterwerfen, bleibt nur übrig, sie stets bei vollkommener Adaptation auszuführen. Nun hat jedoch O. SCHIRMER[3] das WEBER'sche Gesetz gerade auf die vollständige Netzhautadaptation zurückzuführen gesucht. Wenn das Auge zuerst für eine objective Helligkeit h, dann für eine solche $2h$ adaptirt sei, so werde ihm jetzt die letztere gleich hell mit der ersteren erscheinen, und demzufolge dem von h eben merklich verschiedenen Reize xh hier ein von $2h$ eben merklich verschiedener Reiz $2xh$ entsprechen. Gegen diese Betrachtungsweise ist aber einzuwenden, dass auch bei der vollkommensten Adaptation niemals zwei Helligkeiten h und $2h$ einander gleich erscheinen, abgesehen davon dass die Bewährung des WEBER'schen Gesetzes auf andern Sinnesgebieten, wie auf dem des Schalls, einer solchen singulären Interpretation im Wege steht. Uebrigens ist zu bemerken, dass SCHIRMER seine Versuche an MASSON'schen Scheiben großentheils bei verschiedener Tagesbeleuchtung, nicht wie KRAEPELIN bei künstlichem Licht und im Dunkelzimmer ausführte. Theils hieraus theils aus sonstigen Abweichungen der Methode mag es sich erklären, dass die von SCHIRMER erhaltene Unterschiedsschwelle $\left(\frac{1}{217}\right)$ erheblich kleiner ist als die von andern Beobachtern gefundene.

Für die Methode der mittleren Abstufungen gelten selbstverständlich bezüglich der Adaptation die nämlichen Gesichtspunkte. Außerdem kommt aber hier noch der Einfluss des Contrastes zur Geltung, und zwar können zwei Eindrücke von verschiedener Helligkeit nicht nur durch den Contrast, den sie auf einander ausüben, sondern auch durch den Contrast gegen ihre sonstige Umgebung in ihrer scheinbaren Helligkeit verändert werden. Von diesen beiden Contrasteinflüssen ist der erste bei der Vergleichung gleichzeitig gegebener Helligkeiten natürlich uneliminirbar; wendet man, wie MERKEL, successive Versuche an, so kann er allerdings beträchtlich vermindert werden, dafür machen sich dann aber Gedächtnisseinflüsse und bei kürzeren Pausen möglicher Weise Nachbildwirkungen geltend. Der Contrast der Objecte mit der sonstigen Umgebung kann bei simultanen Vergleichungen ebenfalls kaum ganz beseitigt, aber immerhin durch die Herstellung eines den Objecten selbst annähernd gleichen Hintergrundes zu jedem derselben sehr vermindert werden. Besonders ist dabei der bei naher Berührung der Objecte eintretende Randcontrast nur zu vermeiden, wenn man die Reizobjecte in zureichende Distanz von einander bringt, was wiederum die Vergleichung erschwert[4].

---

[1] HERING, Wiener Sitzungsber. 3. Abth. Bd. 72, 1875, S. 310.
[2] KRAEPELIN, Philos. Stud. Bd. 2, 1885, S. 652 ff.
[3] Archiv für Ophthalmologie, Bd. 36, 4, 1890, S. 147 ff.
[4] Ueber Contrast überhaupt und Randcontrast insbesondere vgl. unten Cap. X, 4.

Der Methode der mittleren Abstufungen lassen sich auch die oben erwähnten astronomischen Bestimmungen der scheinbaren Sterngrößen zurechnen[1]. Sie bieten zugleich einen Fall dar, in welchem diese Methode zu einer Bestätigung des WEBER'schen Gesetzes geführt hat, noch bevor dasselbe in seiner allgemeinen Form aufgestellt war. Da aber hierbei der Intensitätsunterschied zweier aufeinanderfolgender Classen ein verhältnissmäßig kleiner ist, so dass er die mittelst der Minimaländerungen gefundene Unterschiedsschwelle nicht beträchtlich übersteigen dürfte, so lässt dies noch keinen Schluss auf die Abstufung größerer Empfindungsintervalle zu. Ueber ein weiteres Gebiet von Abstufungen, bei denen zugleich der Contrast und soweit wie möglich die Adaptationseinflüsse eliminirt waren, erstreckten sich die Versuche von NEIGLICK. Drei rotirende Scheiben d, v, h wurden, wie es Fig. 154 im

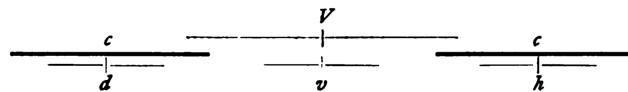


Fig. 154.

Grundriss zeigt, neben einander aufgestellt. Die beiden äußeren Scheiben d und h blieben in jedem Versuch constant, und beide waren um einen erheblich übermerklichen Unterschied von einander entfernt. Die mittlere v wurde dann so variirt, dass man sie durch stetige Abstufung genau auf die Empfindungsmitte zwischen d und h einstellte. Außerdem rotirten d und h jede vor einem Hintergrund c, dessen Helligkeit derjenigen der vor ihm stehenden Scheibe gleich, v aber vor einem solchen, der durch eine größere rotirende Scheibe hergestellt war, und dessen Helligkeit fortwährend entsprechend v verändert wurde[2].

Die folgende Zusammenstellung gibt einige Beispiele der nach diesen verschiedenen Methoden gewonnenen Ergebnisse. In I ist die stärkste der angewandten Lichtintensitäten i, bei welcher die MASSON'sche Scheibe ohne verdunkelnde Gläser gesehen wurde, = 1000 gesetzt; in II und III bezeichnen i_1 und i_2 die beiden Grenzreize, i_m den als den mittleren geschätzten Reiz; i_g, i_a, f_g und f_a haben analoge Bedeutung wie auf S. 516.

I. Methode der Minimaländerungen (MASSON'sche Scheiben, KRAEPELIN)[3].

i		1000	706,59	593,78	388,44	386,44	305,58	96,22	78,48	9,61
$\frac{\Delta i}{i}$	rechts	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{120,9}$	$\frac{1}{117,6}$	$\frac{1}{117,4}$	$\frac{1}{109,1}$
	links	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{108,7}$	$\frac{1}{98,4}$	$\frac{1}{98,3}$	$\frac{1}{62}$

[1] FECHNER, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 181.
[2] ALFR. LEHMANN, Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 499. NEIGLICK, ebend. Bd. 4, 1888, S. 32.
[3] KRAEPELIN, Philos. Stud. Bd. 2, 1885, S. 311.

II. Methode der mittleren Abstufungen, simultane Reize (NEIGLICK)[1].

$i_2 =$ 27,8	$i_1 =$ 1,00	3,97	4.53	5,93	6,39	8,44	15.14	21,84	34.5	42,31	44,99	54,22	65.02	
i_m	6,24	11,33	11,70	12,91	13.36	15,55	20,91	24,54	30.23	34,59	36,68	40,79	43.66	4
i_g	5,27	10,46	11,22	12,91	13,32	15,32	20,51	24,64	30.96	34,29	35,30	38,82	42,50	4
i_a	14,4	15,9	16,1	16,8	17,0	18,1	21,4	24,8	31,1	35,0	36,3	41,0	46,4	4
f_g	+0,185	+0,083	+0,043	±0,000	+0,003	+0,015	+0,019	−0,004	−0,023	+0,009	+0,039	+0,050	+0.027	+
f_a	−0,566	−0,287	−0,272	−0,231	−0,214	−0,141	−0,023	−0,015	−0,028	−0,012	−0,015	−0,005	−0,059	−

III. Methode der mittleren Abstufungen, successive Reize (MERKEL)[2].

$i_2 = 0,5$	$i_1 =$ 1536	384	96	32	8	2
i_m	149,9	68,5	24.8	10,44	3,56	1,17
i_g	27,7	13,85	6,92	4	2	1
i_a	768,25	192,95	48,25	16,25	4,25	1,25
f_g	+ 6,36	+ 3,96	+ 2,58	+ 1,61	+ 0,78	+ 0,17
f_a	— 0,75	— 0,64	— 0.49	— 0,36	— 0,16	— 0,06

Man ersieht hieraus, dass die Methode der Minimaländerungen innerhalb ziemlich weiter Grenzen eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetze ergibt; nur bei den kleinsten Lichtintensitäten zeigt sich eine untere Abweichung. Die Methode der mittleren Abstufungen dagegen ergibt bei simultaner Vergleichung nur innerhalb enger Grenzen ein annäherndes Zusammenfallen des geschätzten mittleren Reizes i_m mit dem geometrischen Mittel i_g (II); bei successiver Vergleichung und bei größeren Reizintervallen liegt i_m zwischen i_g und i_a, nähert sich aber viel mehr dem letzteren (III). Sehr viel größere Schwankungen der Unterschiedsempfindlichkeit, als sie in den obigen Versuchen beobachtet wurden, erhielten A. KÖNIG und BRODHUN mittelst des Polarisationsphotometers nach der Methode der eben merklichen Unterschiede[3]. $\frac{\Delta i}{i}$ betrug (an K.'s normalem Auge) in seinen kleinsten Werthen bei mäßigen Lichtreizen (50000—1000 der gewählten Einheit) etwa $^1/_{60}$, und erhob sich bei der größten Intensität (1 Million) auf $^1/_{28}$, bei der niedersten (0,02) auf $^2/_3$. Unzweifelhaft sind diese Abweichungen zum Theil auf die zu solchen Versuchen ungeeignete Beschaffenheit des Instrumentes zurückzuführen (siehe oben S. 522). Beträchtlich größere Unterschiedsschwellen als

[1] NEIGLICK, ebend. Bd. 4, 1888, S. 63 Tab. VI.
[2] Philos. Stud. Bd. 4, S. 568 Tab. XIII.
[3] KÖNIG und BRODHUN, Sitzungsber. der Berliner Akademie. 26. Juli 1888.

die oben angeführten erhielt ferner W. STERN, wenn er nur einen Reiz benutzte und diesen entweder plötzlich oder allmählich veränderte. Bei plötzlicher Aenderung stieg dann die Schwelle auf $^1/_{30}$, bei langsamer sogar auf $^1/_{10}$, während sich im übrigen selbst hier das WEBER'sche Gesetz annähernd bestätigt fand[1]. Da übrigens gerade beim Gesichtssinn neben den Erinnerungs- auch die Adaptationseinflüsse störend einwirken, so ist dieses Sinnesgebiet wohl am wenigsten geeignet, um die Einflüsse, welche die Aenderungsgeschwindigkeit auf solche Vergleichungen ausübt, zu untersuchen.

Die Versuche einer Bestimmung der Reizschwelle für farbloses Licht werden sämmtlich dadurch unsicher, dass das sogenannte Eigenlicht der Netzhaut offenbar erhebliche Schwankungen darbietet. Außerdem ist bei diesen Bestimmungen meist auf den Einfluss der Bildgröße keine Rücksicht genommen worden. Das von CHARPENTIER nachgewiesene Wechselverhältniss von Bildgröße und Lichtstärke, wonach die letztere, um über der Reizschwelle zu bleiben, in gleichem Verhältnisse wachsen muss, wie die beleuchtete Oberfläche abnimmt, hängt übrigens wahrscheinlich mit der Irradiation heller Objecte auf dunklem Grunde zusammen. Die Irradiation, die auf den das Bild eines weißen Objectes umgebenden Zerstreuungskreisen beruht und in gewissem Grade auch im normal accommodirten Auge vorkommt, bewirkt nämlich eine Vergrößerung des Bildes, indem derjenige Theil des Zerstreuungskreises, dessen Lichtstärke von der des eigentlichen Bildes nicht unterschieden werden kann, zu dem Bilde hinzugefügt wird. Die so bewirkte Vergrößerung ist, wie ALFR. LEHMANN in AUBERTS sowie in eigenen Versuchen bestätigt fand, so lange unabhängig von dem Gesichtswinkel, als das Verhältniss $\frac{a}{i}$ zwischen den Helligkeiten a und i des Grundes und des Objectes constant bleibt, wogegen die Irradiationszunahme wächst, wenn $\frac{a}{i}$ abnimmt, sei es dass a ab- oder i zunimmt. Wenn nun Objecte unter einem so kleinen Gesichtswinkel gesehen werden, dass der Durchmesser des Zerstreuungskreises größer ist als das ideelle Netzhautbild, so wächst, so lange $\frac{a}{i}$ constant ist, die Irradiationszunahme dergestalt mit abnehmendem Gesichtswinkel, dass auch die scheinbare Größe des Objectes constant bleibt. Innerhalb dieser Grenzen werden also Abnahme des Gesichtswinkels und Abnahme der Helligkeit des Objectes in ihren Wirkungen einander äquivalent sein, indem durch beide lediglich die Helligkeit des Bildes vermindert wird; jede Abnahme des Gesichtswinkels wird demgemäß durch eine proportionale Zunahme der Lichtstärke compensirt werden können und umgekehrt[2].

Die Unterschiedsempfindlichkeit der Lichtstärke einfarbiger Strahlen bestimmten A. KÖNIG und BRODHUN ebenfalls mittelst des Polarisationsphotometers. Auch diese Versuche sind daher wegen der zu Schwellenbestimmungen nicht geeigneten Beschaffenheit des Apparates unsicher (s. oben S. 522). Doch mögen hier, da andere Versuche bis jetzt nicht vorliegen, die Hauptergebnisse angeführt werden. Für eine mittlere Lichtstärke i (500

[1] W. STERN, Zeitschrift für Psychologie, Bd. 7, 1894, S. 249, 395. Psychologie der Veränderungsauffassung. 1898, S. 178.

[2] ALFR. LEHMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 36, 1885, S. 580.

der gewählten Einheit) ergaben sich für KÖNIGS Auge bei 6 verschiedenen Wellenlängen die folgenden Werthe der relativen Unterschiedsschwelle $\frac{\Delta i}{i}$, denen zugleich die mit dem nämlichen Apparat bestimmten absoluten Reizschwellen *S* beigefügt sind.

Wellenlänge in Millionttheilen eines mm	670 (Roth)	605 (Orange)	575 (Gelb)	505 (Grün)	470 (Blau)	430 (Indigblau)
$\frac{\Delta i}{i}$	$\frac{1}{48,5}$	$\frac{1}{45,7}$	$\frac{1}{48,8}$	$\frac{1}{50,8}$	$\frac{1}{53,5}$	$\frac{1}{45,9}$
S	0,060	0,0056	0,0029	0,00017	0,00012	0,00012

Hiernach zeigt die Unterschiedsschwelle bei den verschiedenen Farben keine erheblichen Abweichungen.

Bei den oben angeführten Bestimmungen der Reizschwelle für einfarbiges Licht ist zu beachten, dass alle Farben bei sehr geringer Helligkeit farblos erscheinen. Der Intensitätszuwachs, welcher zu der die Helligkeitsempfindung erzeugenden Lichtstärke hinzutreten muss, um die Farbenempfindung auszulösen, ist aber, im Gegensatze zu dem Verhalten der Reizschwelle überhaupt, für die weniger brechbaren Farben ein weit geringerer als für die brechbareren. Während nach CHARPENTIER bei Roth die Farbenschwelle etwa nur doppelt so groß als die Helligkeitsschwelle ist, erreicht sie im Violett die 160fache Größe derselben. Ebenso verhalten sich die zur Farben- und zur Helligkeitsunterscheidung von Punkten erforderlichen Lichtstärken. Dagegen ist das Verhältniss zwischen der Lichtmenge, die die Erkennung einer Farbe, und derjenigen, die die Unterscheidung eines mit derselben Farbe beleuchteten Punktes gestattet, annähernd constant und zwar ist die letztere etwa viermal so groß als die erste[1]. Diese Verhältnisse hängen übrigens mit Eigenschaften der Qualität der Lichtempfindungen zusammen, auf die erst im folgenden Capitel (X, 4) bei der Erörterung der »Adaptationserscheinungen« näher eingegangen werden kann.

c. Druck- und Spannungsempfindungen.

Die hierher gehörigen Versuche von E. H. WEBER haben die erste Unterlage des von ihm aufgestellten Gesetzes gebildet. WEBERS eigene nach der Methode der eben merklichen Unterschiede ausgeführten Beobachtungen sind freilich wenig zahlreich und stehen nur theilweise mit seinem Gesetz in Uebereinstimmung[2]. Die Empfindlichkeit für Druckunter-

[1] AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 124 ff. CHODIN, Ueber die Abhängigkeit der Farbenempfindungen von der Lichtstärke. 1877. CHARPENTIER, Compt. rend. t. 96, p. 858, 1079. Arch. d'Ophth. 1884, p. 291.

[2] Annotationes anatomicae (Progr. collecta). Prol. XII (1831). Tastsinn und Gemeingefühl, S. 543 f.

schiede bestimmte er theils durch gleichzeitige Belastung beider Hände mit verschiedenen Gewichten, theils indem diese successiv auf eine und dieselbe Hand aufgesetzt wurden. Im ersten Fall betrug der relative Unterschied durchschnittlich $^1/_3$, im zweiten nur $^1/_{14}$—$^1/_{30}$. Auch zeigte es sich, dass fast alle Personen geneigt waren, zwei gleiche Gewichte mit beiden Händen verschieden zu schätzen, wobei die meisten das links liegende für das größere hielten. Diese Versuche WEBERs und anderer früherer Beobachter leiden jedoch sämmtlich unter dem Uebelstande, dass bei freiem Aufsetzen der Gewichte auf die Haut eine Fallbewegung von veränderlicher Größe eintritt, durch welche die Art der Reizeinwirkung von Versuch zu Versuch in unberechenbarer Weise modificirt wird. Bei der Vergleichung verschiedener Hautregionen, wie z. B. der rechten und linken Hand, kommen aber anderweitige physiologische und psychologische Momente, wie verschiedene Beschaffenheit der Hautstellen, Uebung u. dergl., so sehr in Rücksicht, dass solche Versuche zur Nachweisung irgend einer Gesetzmäßigkeit wenig geeignet sind. Diesen Uebelständen wird durch die Anwendung einer Druckwage abgeholfen, bei der die Einrichtung so getroffen ist, dass die Belastung wie Entlastung einer bestimmt begrenzten Hautstelle jedesmal vollkommen momentan erfolgt, und bei der überdies innerhalb einer Versuchsreihe immer nur eine bestimmte Hautstelle geprüft wird. Mit Hülfe eines solchen Apparates fand G. M. STRATTON mittelst der Methode der Minimaländerungen bei Druckversuchen an der Volarfläche des Kleinfingers zwischen den Belastungen von 75 und 200 g eine fast vollkommene Constanz der relativen Unterschiedsschwelle von durchschnittlich $^1/_{18}$, wogegen dieselbe unter jener Grenze beträchtlich und stetig zunahm[1].

Wesentlich andere Werthe der Unterschiedsempfindlichkeit ergeben sich, wenn die Spannungsempfindungen verglichen werden, welche die bei der Erhebung der Gewichte auf eine bestimmte Höhe eintretende Muskelanstrengung begleiten. So fand schon WEBER, wenn er zwei mit der linken und rechten Hand gleichzeitig gehobene Gewichte verglich, eine Unterschiedsschwelle von $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ (gegenüber bloß $^1/_3$ bei Druck), und diese sank auf $^1/_{40}$, wenn die Gewichte successiv mit einer Hand gehoben wurden. Umfangreichere Versuche wurden dann von FECHNER[2] nach der Methode der richtigen und falschen Fälle ausgeführt. Sie ergaben bei mäßiger Belastung eine annähernde Constanz der Unterschiedsschwelle, wogegen diese bei größeren Gewichten erheblich zunahm. Doch bedingte der Einfluss des Armgewichtes einen constanten Fehler, dessen Elimination

[1] G. M. STRATTON, Philos. Stud. Bd. 12, 1896, S. 525.
[2] FECHNER, Elemente der Psychophysik. Bd. 1, S. 190 ff.

zweifelhaft blieb. Um diesen Fehler zu vermeiden, bediente sich daher MERKEL[1] eines nach dem Princip einer Laufgewichtswage construirten Apparates, bei welchem die Bewegung des Gewichtes durch Fingerdruck erzeugt wurde[2]. Demnach kamen hier Spannungs- und Druckempfindungen gleichzeitig zur Wirkung; doch wird man wegen der feineren Unterschiedsempfindlichkeit der ersteren die beobachteten Werthe der Unterschiedsschwelle wohl wesentlich auf sie beziehen dürfen. Dabei ergab nun die Methode der Minimaländerungen zwischen den Gewichtsgrenzen 100 und 1000 oder 200 und 2000 g eine fast vollkommene Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetz, während bei kleineren Gewichten die relative Unterschiedsschwelle größer, bei größeren aber kleiner gefunden wurde. Bei der Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen fand sich auch hier das WEBER'sche Gesetz nicht bewährt, sondern die geschätzte Reizmitte lag zwischen der arithmetischen und der geometrischen der Grenzreize, näherte sich aber mehr der ersteren.

Die Reizschwelle für Druckgrößen suchten AUBERT und KAMMLER[3] für verschiedene Hautstellen zu ermitteln. Sie fanden dieselbe am kleinsten für Stirn, Schläfen und Dorsalseite der Vorderarme und Hände, = 0,002 g, größer an der Volarseite des Vorderarms, = 0,003, an Nase, Lippen, Kinn und Bauch 0,005, an der Volarfläche der Finger 0,005—0,015, und endlich auf den Fingernägeln und an der Fersenhaut 1 g. Genauere Bestimmungen führte M. VON FREY aus, indem er Haare, deren Länge und Querschnitt zuvor gemessen waren, an die zu prüfenden Hautstellen andrückte und die Druckgröße des zur Erzeugung einer Minimalempfindung zureichenden Haares jedesmal an der Wage ermittelte. Dabei ergab sich, dass die Schwellenwerthe innerhalb eines und desselben Hautgebietes sehr beträchtliche Schwankungen zeigen, und dass sie einerseits mit der Verkleinerung der belasteten Fläche, anderseits mit der Abnahme der Belastungsgeschwindigkeit beträchtlich zunehmen[4]. In absolutem Maß schätzt O. WIENER die Druckreizschwelle approximativ auf $^1/_{10000}$ Erg, welche Größe immerhin weit hinter den Schwellenwerthen des Gehörssinns, wenn man diese aus den S. 509 f. angeführten Werthen für Schallreize von kürzester eben empfindbarer Dauer auf etwa $^1/_{10000000}$ Erg anschlägt, und denen des Gesichtssinns mit etwa $^1/_{100000000}$ Arbeitseinheiten (S. 521) zurücksteht, während die Empfindlichkeit unserer feinsten

[1] MERKEL, Philos. Stud. Bd. 5, 1889. S. 253 ff.

[2] Aehnliche Vorrichtungen haben schon zuvor für Drucksinnmessungen in pathologischen Fällen DOHRN (Zeitschr. f. ration. Med. 3. R. Bd. 10, S. 337) und BASTELBERGER (Experimentelle Prüfung der zur Drucksinnmessung angewandten Methoden. 1879) benutzt.

[3] MOLESCHOTTS Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. Bd. 5, S. 145.

[4] M. VON FREY, Sitzungsber. der sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig. Math.-phys. Cl. Bd. 46, 1894, S. 185, 283. Bd. 47, 1895, S. 166.

chemischen Wagen derjenigen dieser vollkommeneren Sinne ungefähr gleichkommt[1]. In der obigen Reihe würde dann weiterhin der Geruchs- wahrscheinlich in die Nähe des Gesichts-, der Geschmacks- in die des Drucksinns zu stellen sein (vgl. unten Cap. X, 2).

Die Reizschwelle für Spannungen lässt sich, wenn solche durch willkürliche Anstrengung der Muskeln herbeigeführt werden, wegen der die Spannungsempfindungen begleitenden und deren Auffassung störenden Willensvorgänge nicht ermitteln. Dagegen tritt hier die Bestimmung der Reizschwelle für passive Bewegungen einigermaßen ergänzend ein. Die in diesem Fall wahrscheinlich in erster Linie von den Druckempfindungen in den Gelenken abhängigen Schwellenwerthe ermittelte A. GOLDSCHEIDER[2], indem er unter Fixirung des Körpertheils und Freilassung des zu bewegenden Gelenkes durch ziehende Gewichte minimale Bewegungen ausführen ließ, die auf einem rotirenden Cylinder sich selbst registrirten, während Druckempfindungen der Haut möglichst ausgeschlossen waren. Es fand sich so für die empfindlichsten Gelenke (Hand, Schulter, Mittelhand, Ellbogen) bei günstigster Geschwindigkeit eine Reizschwelle von 0,22—0,60°, bei den unempfindlicheren (Hüfte, Knie, Fingerglieder, Fuß) eine solche von 0,50—1,30°. Bei activen Bewegungen ward diese Schwelle nicht merklich verändert. Auch war sie unabhängig von der Ausgangslage.

Wegen der einfachen Messbarkeit der zur Anwendung kommenden äußern Reize, der Gewichte, haben die Druck- und Spannungsempfindungen das früheste Untersuchungsgebiet für die Ermittelung der Verhältnisse der Empfindungsintensität gebildet. Leider aber sind sie zugleich wegen der verwickelten subjectiven Bedingungen der Reizeinwirkung das ungünstigste. Bedient man sich der Gewichte lediglich als einfacher Druckreize, die auf eine ruhend fixirte Hautstelle einwirken, so ist die Empfindung nicht bloß von der Ausdehnung der Berührungsfläche, sondern auch von der Bewegungsenergie des Gewichtes im Moment der Berührung abhängig. Die Spannungsempfindungen aber sind, wie wir unten (Cap. X, 1) sehen werden, so zusammengesetzt und zugleich mit der Geschwindigkeit der Bewegung und der Lageänderung der bewegten Glieder so sehr zeitlich wie räumlich veränderlich, dass ihre Analyse zu den verwickeltsten Empfindungsproblemen gehört. Durch die Anwendung einer Druckwage lassen sich jedoch für die reinen Druckreize wenigstens objectiv zureichend constante Bedingungen herstellen. Die Fig. 155 zeigt eine solche in der von G. M. STRATTON benutzten Form, in welcher sie ebensowohl momentane Belastungen wie Entlastungen hervorzubringen gestattet[3]. Sie besteht aus drei gleicharmigen Hebeln *A*, *B*, *C*, die auf stählernen Spitzen gelagert und genau

---

[1] O. WIENER, Die Erweiterung unserer Sinne. 1900, S. 17, 34.

[2] GOLDSCHEIDER, Archiv für Physiologie, 1889, S. 369 ff. Suppl. S. 141 ff. Ges. Abhandlungen. Bd. 2, 1898, S. 92 ff.

[3] Philos. Stud. Bd. 12, 1896, S. 531.

äquilibrirt sind, und deren jeder durch eine Schraube *s*, *s'*, *s''* in seiner Höhe verstellt werden kann. Unter dem Stäbchen *d*, an dem zur Vermeidung von Temperaturempfindungen eine Korkplatte festgekittet ist, ruht der zu untersuchende Hauttheil (z. B. ein Fingerballen), auf ihm das als Anfangsbelastung dienende Normalgewicht *a*. Die Hebel *B*, *C* sind mit spitzen Zapfen *z*, *z'* versehen, welche die Berührung derselben mit *A* vermitteln. Von den zwei

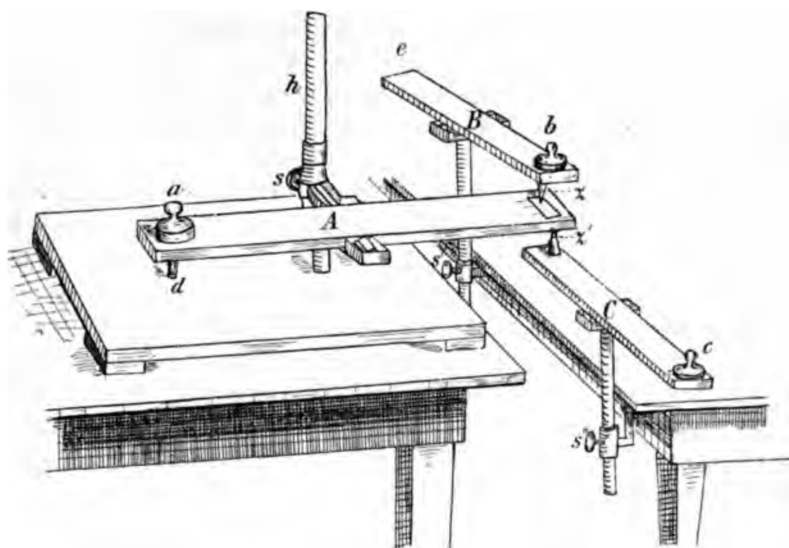


Fig. 155. Druckwage für Messungen der Unterschiedsschwelle.

variabeln Gewichten *b* und *c*, die zur Hervorbringung der Druckänderung dienen, befindet sich das erste in der Verlängerungslinie der Zapfen *z*, *z'*, das zweite am Ende des Hebels *C*, beide gleich weit von dem Drehpunkt des letzteren. Ist nun z. B. *a* = 50 g, *b* und *c* je = 1 g, so ist in der Gleichgewichtslage der Hebel der Druck bei *d* = 50 g. Wird dann durch Niederdrücken bei *e* der Hebel *B* gehoben, so wird jener Druck um 1 g vermehrt, da *c* nicht mehr compensirt ist. Wird umgekehrt der Hebel *C* bei *c* in die Höhe gehoben, so wirkt *b* dem Normalgewicht *a* entgegen, und es wird also nun der Druck um 1 g vermindert. Zur Bestimmung der Reizschwelle dient M. von Freys Methode der »Reizhaare«. Man stellt sich eine Scala derselben her, indem man kurze Haarstücke von verschiedener Länge und Dicke an einem als Handhabe dienenden Holzstäbchen festkittet (Fig. 156). Drückt man nun das Haar gegen die eine Wagschale einer feinen Wage, so kann man diesen Druck durch ein auf die andere Wagschale gelegtes Gewicht compensiren. Der Druck des Haares erreicht aber ein nicht weiter überschreit-

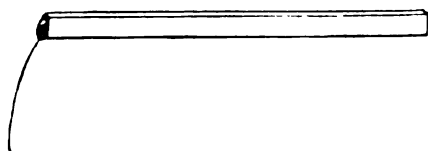


Fig. 156. Reizhaar nach M. von Frey.

bares Maximum in dem Moment, wo sich das Haar zu biegen anfängt. Dieser Druck ist also für jedes Reizhaar eine constante Größe, welche durch das compensirende Gewicht gemessen wird[1]. Um verschiedene Hautstellen bei gleichem Querschnitt des Reizhaares zu vergleichen, kann man auch ein »Aesthesiometer« anwenden, bei welchem das Reizhaar nach dem Princip der verschiebbaren Patentbleistifte durch eine Schraube in einer Hülse verschoben werden kann, während die Länge an einer auf der Hülse angebrachten Millimetertheilung abzulesen ist[2]. Solche Aesthesiometer haben namentlich in der ärztlichen Praxis zur Prüfung abnormer Verhältnisse der Druckempfindlichkeit Eingang gefunden. Für exactere Versuche ist es aber wegen der nicht ganz sicheren Einstellung eines solchen Instrumentes zweckmäßiger, einen Satz abgestufter Reizhaare von der in Fig. 156 dargestellten Form, der ein für allemal an der Wage geaicht werden kann, zu verwenden.

In der folgenden Uebersicht sind zur Veranschaulichung der über die Unterschiedsempfindlichkeit bei Druck- und Spannungsempfindungen gewonnenen Ergebnisse drei Versuchsreihen, je eine nach einer der drei Hauptmethoden, mitgetheilt. Die erste bezieht sich auf reine Druckempfindungen bei Anwendung der oben beschriebenen Druckwage, die zweite auf gemischte Empfindungen, wie sie beim Druck eines Fingers auf einen Gewichtshebel entstehen, die dritte auf Spannungsempfindungen beim Heben von Gewichten. Die letzteren, nach der r- und f-Methode angestellten Versuche sind vornehmlich deshalb von Interesse, weil sie die ersten sind, die FECHNER zu einer eingehenden experimentellen Untersuchung der Methode selbst verwerthet hat. Dabei bezeichnet ↑ die aufsteigende, ↓ die absteigende Reihenfolge der Versuche: dort wurde von den kleineren zu den größeren Gewichten übergegangen, hier umgekehrt. Unter ↑ und ↓ steht die Zahl der Fälle r' $(= r + \frac{g}{2})$ jeder Versuchsgruppe; die Zahl der Fälle jeder Gruppe war = 1024, die Gesammtsumme = 4096. In der verticalen Summenreihe sind alle zu einem Gewicht gehörigen r', in der horizontalen alle zu einer Reihenfolge ↑ oder ↓ gehörigen addirt. Die beiden letzten Columnen enthalten endlich die nach S. 484 berechneten Werthe $h\,D$, wobei die Fälle der aufsteigenden und der absteigenden Versuchsreihen mit einander combinirt sind. Die Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetz ist in Tab. I, abgesehen von den unteren Abweichungen, eine ziemlich gute. Da Versuche bei größeren Gewichten fehlen, so sind obere Abweichungen nicht zu bemerken. In Tab. II, wo wieder r_m die beobachteten,, r_g die berechneten geometrischen und r_a die arithmetischen Mittel bedeuten, stimmen auch hier unverkennbar, wie schon die unmittelbaren Zahlen und noch deutlicher die Fehlerbestimmungen f_g und f_a zeigen, die Ergebnisse besser mit dem MERKEL'schen als mit dem WEBER'schen Gesetz überein, während MERKEL selbst das letztere bei sonst gleicher Versuchsanordnung, unter Anwendung der Minimalmethode, abgesehen von den unteren Abweichungen, annähernd bestätigt fand[3]. Tab. III zeigt endlich wieder eine gewisse Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetz. Sehr befriedigend

[1] M. VON FREY, Abhandl. der sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. 23, 1896, S. 208.

[2] M. VON FREY, a. a. O. S. 214.

[3] A. a. O. S. 257 ff. Vgl. auch das Versuchsbeispiel in der 4. Aufl. dieses Werkes, S. 384.

I. Methode der Minimaländerungen: Druckempfindungen (STRATTON)[1].

r	10	25	50	75	100	150	200
Δr	0,77	0,97	1,59	1,99	2,53	3,86	4,60
$\frac{\Delta r}{r}$	0,077	0,039	0,032	0,027	0,025	0,026	0,023

II. Methode der mittleren Abstufungen: Druck- und Spannungsempfindungen (MERKEL)[2].

r_1	r_2	r_m	r_g	r_a	f_g	f_a
1	10	4,689	3,162	5,5	0,483	—0,157
2	20	9,801	6,325	11	0,550	—0,109
5	50	21,97	15,81	27,5	0,390	—0,201
10	100	46,36	31,62	55	0,466	—0,157
20	200	92,37	63,25	110	0,460	—0,160
50	500	215,3	158,1	275	0,336	—0,220
100	1000	430,7	316,2	550	0,362	—0,217
200	2000	948,3	632,5	1100	0,499	—0,138
500	5000	2435	1581	2750	0,540	—0,119

III. Methode der richtigen und falschen Fälle: Gewichtshebung (zweihändige Reihe). (FECHNER.)[3].

P	$D = 0{,}04\,P$		$D = 0{,}08\,P$		Summe	hD	
	↑	↓	↑	↓		$D = 0{,}04\,P$	$D = 0{,}08\,P$
300	612	614	714	720	2660	2023	3918
500	586	649	701	707	2643	1965	3705
1000	629	667	747	753	2796	2530	4637
1500	638	683	811	781	2913	2774	5910
2000	661	682	828	798	2969	2966	6034
3000	685	650	839	818	2992	3296	6520
Summe	3811	3945	4640	4577	16973	15554	30274

[1] STRATTON, a. a. O. S. 538.
[2] MERKEL, Philos. Stud. Bd. 5, 1889, S. 269.
[3] Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 186, 193.

ist dieselbe allerdings nicht. Aber in Anbetracht der großen Fehlerquellen, welche gerade die Hebungsversuche mit sich führen, würden wir auch heute die Zahl der ausgeführten Beobachtungen nach den Principien der Methode nicht mehr für genügend halten, um die Fehler zu eliminiren. In noch viel höherem Grade gilt das freilich von einigen neueren Gewichtsversuchen, die nach der *r*- und *f*-Methode angestellt worden sind, und bei denen nicht nur die Zahl der Beobachtungen zu klein, sondern auch durch deren Ausdehnung auf viele Personen, eine große Zahl von Gewichten, durch absichtliche Einführung wechselnder Bedingungen der Aufmerksamkeit, Ermüdung u. s. w., so sehr zersplittert ist, dass die Anwendung der Fehlermethoden auf ein derartiges Versuchsmaterial sich von vornherein verbietet.

Die Werthe der punktuellen Druckschwelle, die von Frey mittelst der Methode der »Reizhaare« fand, sind sehr beträchtlich. Sie berechneten sich z. B. zu 3 g pro q-mm für eine Stelle, an der sie bei Reizung einer größeren Fläche bloß zu 0,028 g gefunden wurde. Die Größe des ersteren Werthes macht es aber sehr fraglich, ob die dabei angewandte Flächenberechnung zutreffende Resultate ergibt, und es wird daher gerathen sein, die Methode auf relative Bestimmungen der Unterschiede der Druckschwellen an verschiedenen Hautstellen oder bei eintretenden Abweichungen der Hautempfindlichkeit zu beschränken. Um die Druckschwelle bei flächenförmiger Reizung zu ermitteln, construirte von Frey eine »Schwellenwage«, bei der die Belastung mit Korkscheiben von verschiedenem Durchmesser geschah, und wo durch die Selbstregistrirung der Bewegung des Belastungshebels auf einem rotirenden Cylinder die Geschwindigkeit der Belastung gemessen werden konnte[1]. Nach dieser Methode ergaben sich bedeutende Unterschiede der Schwelle je nach der Hautstelle, der Belastungsgeschwindigkeit und der Größe der belasteten Fläche. Zugleich zeigten sich große Schwankungen in den einzelnen Versuchen. So fand von Frey an sich selbst die pro 1 q-mm berechnete Druckschwelle in g:

Volarseite des Handgelenks:	bei 21,2 q-mm	Fläche	und 1,7 g	Zunahme	in 1	Sec.:	0,236—0,055
	bei 3,5 »	»	» 3,0 g	»	» 1	» :	0,646—0,028
Daumenballen:	bei 3,5 »	»	» 3,0 g	»	» 1	» :	0,200—0,045
Fingerbeere:	bei 3,5 »	»	» 3,0 g	»	» 1	» :	0,170—0,028

Auch hier haben die Zahlen, wie sich schon aus der Complication der Einflüsse ergibt, natürlich nur eine relative Bedeutung. Doch zeigt sich im allgemeinen, dass bei gleicher Belastungsgeschwindigkeit die größere Fläche auch eines größeren Gewichtes bedarf, und dass bei großer Geschwindigkeit die Schwellenwerthe annähernd den Flächen proportional wachsen.

Wie die absolute Reizschwelle, so ist auch die Unterschiedsschwelle der Druckempfindungen, sobald man diese nicht, wie in den oben erwähnten Versuchen, momentan, sondern allmählich sich ändern lässt, von der Geschwindigkeit der Belastungsänderung abhängig. Stratton bediente sich zu solchen Versuchen eines Apparates, bei dem die Druckänderung nach dem Princip der hydrostatischen Wage durch den Wasserausfluss aus einem Gefäß regulirt wurde, in welchem sich ein das Druckgewicht theilweise compensirender cylindrischer Körper befand[2]. Dabei ergab sich zunächst, ähnlich wie beim

[1] M. von Frey, Abhandl. der sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. 23, 1896, S. 190.

[2] Stratton, Philos. Stud. Bd. 12, 1896, S. 561. Hierher gehörige Versuche wurden

Gesichtssinn (S. 529), dass der Werth der Unterschiedsschwelle mit abnehmender Veränderungsgeschwindigkeit zunimmt, und dass, wie dies übrigens auch bei momentanen Druckänderungen beobachtet wird, die Zunahmeschwelle etwas kleiner und weniger variabel ist als die Abnahmeschwelle. Bei relativer Constanz der Veränderung entsprechen jedoch ebenfalls die bei verschiedenen Belastungen gewonnenen Werthe annähernd dem WEBER'schen Gesetze[1].

4. Die Bedeutung des Weber'schen Gesetzes.

a. Die physiologische Deutung.

Das WEBER'sche Gesetz lässt möglicherweise drei Deutungen zu: eine physiologische, eine psychophysische und eine psychologische. Sie alle haben ihre Anhänger gefunden.

Die physiologische Deutung nimmt an, dasselbe beruhe auf den eigenthümlichen Erregungsgesetzen der Nervensubstanz, indem die in der letzteren ausgelöste Erregung nicht proportional der Reizstärke, sondern langsamer anwachse, so zwar dass die Reizstärken entweder annähernd in geometrischer Progression zunehmen, wenn die Nervenerregungen in arithmetischer, oder dass durch irgend eine andere, diesem Verhältniss nahe kommende Formel die Beziehung zwischen dem physikalischen Reiz und der peripheren oder centralen Nervenerregung ausgedrückt werden könne. Theils hat sich diese Ansicht auf Beobachtungen gestützt, theils hat man auch bloß Wahrscheinlichkeitsgründe für dieselbe geltend gemacht. DEWAR und M'KENDRICK, F. C. MÜLLER, A. WALLER und STEINACH glaubten feststellen zu können, dass die Größe der negativen Stromesschwankung im Nerven des Frosches bei wachsender Reizstärke in einem dem WEBER'schen Gesetze annähernd entsprechenden Verhältnisse zunehme[2]. Da aber in solchen Versuchen eine exacte Messung der Reizintensitäten kaum möglich ist, und die Resultate meist nur in engen Grenzen mit der gemachten Annahme übereinstimmen, so würden diese Beobachtungen selbst dann keinen Schluss gestatten, wenn die Voraussetzung zulässig wäre, die negative Schwankung sei der Nervenerregung

---

zuerst, aber nach einer etwas unsichereren Methode, von HALL und MOTERA ausgeführt (Amer. journ. of Psychology, vol. 1, p. 72), dann von GRIFFING (Psychol. Review, Suppl. 1, 1895, p. 78). E. W. SCRIPTURE (Zeitschr. f. Psychologie, Bd. 6, S. 472) und L. W. STERN (Psychologie der Veränderungsauffassung, 1898) haben das Problem unter allgemeineren Gesichtspunkten erörtert. Vgl. auch oben S. 529 und hinsichtlich der Veränderung von Tonhöhen unten Cap. X, 3.

[1] Vgl. die Tabellen und Curven bei STRATTON, a. a. O. S. 567 ff.

[2] DEWAR and M'KENDRICK, Transactions of the royal society of Edinburgh, vol. 27, 1874, p. 156. A. WALLER, Brain, vol. 18, 1895, p. 200. F. C. MÜLLER, Archiv für Physiologie, 1886, S. 270 ff. STEINACH, PFLÜGERS Archiv, Bd. 63, 1896, S. 495. Die erstgenannten Forscher führten am Sehnerven, die beiden letzteren an Muskel- und Hautnerven des Frosches ihre Versuche aus.

proportional[1]. Mit größerem Rechte als diese vieldeutigen Messungen der negativen Schwankung für eine logarithmische Function, würden sich daher wohl die Versuche von A. FICK über die Muskelzuckung im Sinne eines einfachen linearen Wachsthums der Erregung mit der Reizstärke verwerthen lassen. Denn dieser Beobachter fand, dass die Hubhöhe des Froschmuskels bei isotonischer Zuckung innerhalb ziemlich weiter Grenzen proportional der Stärke des erregenden Stromstoßes zunimmt[2]. Meist wurde denn auch vom Standpunkt der physiologischen Deutung aus nicht in die peripheren Sinnesorgane und Nerven, sondern in die centrale Nervensubstanz der Grund jenes eigenthümlichen Wachsthums der Empfindungen verlegt. Hierbei weist man namentlich auf die in Cap. III (S. 80) erwähnte Thatsache hin, dass in der grauen Substanz schwächere Reize latent werden. Darin sieht man nicht bloß einen zureichenden Grund für die Existenz der Reizschwelle, sondern man schließt auch, dass sich jede Erregung in der grauen Substanz mit abnehmender Intensität fortpflanze[3]. Wären aber hier überhaupt Argumente a priori maßgebend, so könnte man mindestens mit demselben Rechte auf Grund der früher (S. 69) nachgewiesenen Vergrößerung der Reizbarkeit durch die Erregung schließen wollen, die centralen Auslösungswiderstände machten sich vorzugsweise bei schwächeren Reizen geltend, um bei stärkeren allmählich bis zu der Grenze, wo die Erschöpfung ihren vorwiegenden Einfluss gewinnt, abzunehmen. In Wahrheit wissen wir über das Gesetz, nach dem in den Nervencentren die Erregung mit der Reizstärke wächst, noch gar nichts, und zu Hypothesen bieten uns die bekannten Erscheinungen bei der verwickelten Natur dieser Vorgänge keine Unterlage. Als ein Wahrscheinlichkeitsgrund für die physiologische Deutung wurde endlich noch die durch alle Untersuchungen der physiologischen Psychologie bestätigte Wechselbeziehung des physischen und psychischen Geschehens geltend gemacht. Man ist der Meinung, diese Beziehung sei gestört, wenn die Abstufung unserer Empfindungen einem andern Gesetze folge als die der sie begleitenden centralen Erregungen. Aus der Proportionalität von Empfindung und Gehirnerregung, die als a priori nothwendig vorausgegetzt wird, schließt man demnach, dass jede Abweichung von dem gleichmäßigen Wachsthum der Empfindung mit dem Reiz einen rein physiologischen Grund haben müsse[4]. Auch diese Folgerung ist jedoch hinfällig, denn sie beachtet nicht, dass die Schätzung der Empfindungsintensität ein

[1] Vgl. oben Cap. III, S. 49 f., 74.
[2] A. FICK, Untersuchungen über elektrische Reizung. 1869. Ueber den Begriff der »isotonischen Zuckung« vgl. oben S. 61 Anm.
[3] G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 233 ff.
[4] MACH, Ueber die physiologische Wirkung räumlich vertheilter Lichtreize. Wiener Sitzungsber. 3. Abth. Bd. 68, S. 11. HERING, ebend. Bd. 72, S. 17, 21.

complicirter psychologischer Vorgang ist, auf den neben der centralen Sinneserregung muthmaßlich auch physiologisch noch weitere centrale Bedingungen von Einfluss sein werden[1]. Darüber, wie die centralen Sinneserregungen unabhängig von unserer Auffassung und Vergleichung der Empfindungen beschaffen sein mögen, können wir selbstverständlich unmittelbar nichts aussagen; auch das WEBER'sche Gesetz bezieht sich daher nur auf die appercipirten Empfindungen, und es kann also von vornherein ebenso gut in den Vorgängen der apperceptiven Vergleichung derselben wie in der ursprünglichen Beschaffenheit der centralen Sinneserregungen seinen Grund haben.

b. Die psychophysische Deutung.

Die psychophysische Deutung betrachtet das WEBER'sche Gesetz als ein solches der Wechselbeziehung zwischen der körperlichen und geistigen Welt. FECHNER, der diese Auffassung vertritt, stützt sich hauptsächlich auf die innere Unwahrscheinlichkeit, dass ein Verhältniss wie das der logarithmischen Function für die Fortpflanzung körperlicher Bewegungen gelten sollte[2]. Als wesentlich unterstützende Momente betrachtet er außerdem die Thatsache der Reizschwelle sowie die innerhalb gewisser Grenzen nachzuweisende Unabhängigkeit der relativen Unterschiedsempfindlichkeit von der absoluten Empfindlichkeit, welche Unabhängigkeit er als das »Parallelgesetz zum WEBER'schen Gesetze« bezeichnet[3]. Was nun zunächst die zwei zuletzt erwähnten Thatsachen betrifft, so wird man denselben eine Beweiskraft nicht zugestehen können. Die Reizschwelle kann sehr wohl in den Eigenschaften der Nervensubstanz begründet sein, ja nach den in Cap. VI mitgetheilten Erfahrungen ist sie jedenfalls zum Theil von physiologischen Bedingungen abhängig. Ebenso würde das Parallelgesetz sowohl mit einer physiologischen wie mit einer psychologischen Deutung vereinbar sein. Man würde dabei nur die jedenfalls nicht a priori unstatthafte Annahme machen müssen, dass jede Aenderung der absoluten Empfindlichkeit innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Gesetzes mit einer proportionalen Aenderung aller Reizeffecte verbunden sei. Der allgemeinen Unwahrscheinlichkeit endlich, dass auf physischem Gebiet ein Gesetz wie das WEBER'sche Geltung besitze, kann man immerhin mit dem Hinweis auf seine natürlich nur approximative empirische Geltung begegnen. Alle diese Einwände könnten nur dann in wirksamer Weise zum Schweigen gebracht werden, wenn es gelänge, die psychophysische Deutung mit andern Thatsachen unserer Erfahrung in eine innere Verbindung zu

[1] Vgl. oben Cap. VI, S. 320 ff.
[2] Elemente, Bd. 2, S. 377. In Sachen der Psychophysik, S. 65. Revision, S. 221 ff.
[3] Elemente, Bd. 1, S. 300. Vgl. auch unten Cap. X, 4, e.

bringen. Dies aber ist principiell unmöglich, so lange man bei der psychophysischen Deutung stehen bleibt, denn nach ihr ist das WEBER'sche Gesetz ein Fundamentalgesetz, das nur für die Beziehungen des Aeußeren und Inneren gilt, und für welches daher unmöglich weder im Gebiet der innern noch in dem der äußern Erfahrung unterstützende Thatsachen gefunden werden können. Im letzten Grunde trägt daher die psychophysische Deutung unverkennbar einen mystischen Charakter an sich, womit übereinstimmt, dass sie bei FECHNER selbst aus einer mystisch-phantastischen Weltanschauung hervorgeflossen ist. Hierin liegt denn wohl der Grund, dass die Deutung FECHNERs kaum weitere Anhänger gefunden hat.

c. Die psychologische Deutung.

Die psychologische Deutung sucht das WEBER'sche Gesetz weder aus den physiologischen Eigenschaften der Nervensubstanz noch aus einer eigenthümlichen Wechselwirkung des Physischen und Psychischen, sondern zunächst aus den psychischen Vorgängen abzuleiten, die bei der Vergleichung der Empfindungen wirksam sind. Sie bezieht also dasselbe nicht auf die Empfindungen an und für sich, sondern auf die Apperception derselben, ohne die ihre quantitative Schätzung niemals stattfinden kann. Psychologisch lässt sich nämlich offenbar das WEBER'sche Gesetz auf die allgemeinere Erfahrung zurückführen, dass wir in unserm Bewusstsein nur ein relatives Maß besitzen für die Intensität der in ihm vorhandenen Zustände, dass wir also je einen Zustand an einem andern messen, mit dem wir ihn zunächst zu vergleichen veranlasst sind. Wir können auf diese Weise das WEBER'sche Gesetz als einen Specialfall eines allgemeineren Gesetzes der Beziehung oder der Relativität der Bewusstseinszustände auffassen. Danach ist das WEBER'sche Gesetz nicht sowohl ein Empfindungsgesetz als ein Apperceptionsgesetz[1]. Zugleich ist ersichtlich, dass dasselbe weiterhin die Annahme wahrscheinlich macht, die Empfindung selbst wachse, ebenso wie die Sinneserregung, innerhalb der Grenzen seiner Gültigkeit annähernd proportional der Stärke der äußeren Reize. Denn das WEBER'sche Gesetz bezieht sich ja selbstverständlich nicht auf die Vergleichung der äußeren Reize, sondern nur auf die Vergleichung der Empfindungen selbst, die durch Reize ausgelöst werden[2]. Die psychologische Deutung bietet übrigens den Vorzug dar,

---

[1] WUNDT, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele[1], Bd. 1, 1863, S. 133. 3. Aufl. S. 63 ff. Philos. Stud. Bd. 2, 1885, S. 1 ff.

[2] In seinen »Grundzügen der Psychologie« (Bd. 1, 1902, S. 519) bemerkt H. EBBINGHAUS, die psychologische Auffassung des WEBER'schen Gesetzes beruhe »ganz und gar auf der wiederholt abgewehrten Einmischung des Gedankens an die objectiven Reize in die Behandlung der Empfindungen«. Dass man Empfindungen nur mit Empfindungen vergleichen kann, und dass sich daher auch das WEBER'sche Gesetz an sich selbstverständlich

dass sie eine physiologische nicht nothwendig ausschließt, während jede der vorangegangenen Hypothesen nur eine einseitige Erklärung zulässt. Denn insofern man annehmen darf, dass die psychischen Processe der Apperception zugleich mit centraleren Innervationsvorgängen zusammenhängen, die zu der der Empfindung entsprechenden Erregung der Sinnescentren hinzukommen müssen[1], wird das WEBER'sche Gesetz als Apperceptionsgesetz principiell auf das Verhältniss dieser centraleren Vorgänge zu den unmittelbaren centralen Sinneserregungen zurückführbar sein. Doch ist freilich zuzugeben, dass unsere Kenntniss der centralen Vorgänge noch zu mangelhaft ist, als dass der Versuch einer solchen Erklärung mehr als eine provisorische Hypothese sein könnte, wenn diese auch keineswegs hypothetischer ist, als irgend einer der Erklärungsversuche, die im Interesse einer rein physiologischen Deutung aufgestellt worden sind.

Auf der Grundlage der psychologischen Interpretation des WEBERschen Gesetzes erledigt sich schließlich noch ein Bedenken, das sich uns oben bei der mathematischen Formulirung dieses Gesetzes in der Form der logarithmischen Function entgegenstellte: das Bedenken nämlich, dass der äußere Reiz und der Merklichkeitsgrad der Empfindung an sich disparate Größen sind, zwischen denen irgend eine Relation immer nur den Werth einer empirischen Formel besitzen kann, deren eigentliche Bedeutung dahingestellt bleibt (S. 498 f.). Nachdem sich nun aber als der Sinn des Gesetzes die Relativität der Empfindungsschätzung ergeben hat, lässt sich ohne weiteres auch jene mathematische Relation in eine solche zwischen gleichartigen Größen verwandeln. Dazu sind nur die zwei Voraussetzungen erforderlich, die sich eben auf Grund jener Deutung unmittelbar als Folgerungen aus der empirischen Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes ergeben: erstens, dass innerhalb der Grenzen seiner Gültigkeit die centrale Sinneserregung proportional dem äußeren Reize, und ebenso die Intensität der Empfindung proportional der centralen Sinneserregung wachse, und zweitens, dass die untere und die obere Abweichung von dem Gesetze in der nur innerhalb engerer Grenzen zu statuirenden Gültigkeit dieser Proportionalität ihren Grund habe. Demnach lässt sich die auf S. 497

nicht auf die Vergleichung der Reize, sondern nur auf die der Empfindungsstärken beziehen kann, darauf habe ich so oft und so wiederholt hingewiesen, dass ich die Beschuldigung dieser groben Verwechslung für mich selbst wohl mit gutem Gewissen ablehnen darf (vgl. z. B. Philos. Stud. Bd. 2, 1885, S. 32. Logik[2], Bd. 2, 2, S. 192 u. s. w.). Dunkel ist es mir aber auch, wie EBBINGHAUS selbst zu dieser Behauptung kommt; und ich kann mir dieselbe nur dadurch einigermaßen erklären, dass er zu den Psychologen gehört, denen die Begriffe »Empfindungen haben« und »Empfindungen vergleichen« eins und dasselbe bedeuten. Dass eine derartige Vermengung die klare Auffassung des Sachverhalts einigermaßen trüben kann, begreife ich. Wie jene Vermengung selbst möglich ist, das freilich begreife ich nicht.

[1] Vgl. oben Cap. VI, S. 322.

als empirischer Ausdruck des WEBER'schen Gesetzes aufgestellte Relation $k = C \cdot \frac{\varDelta R}{R}$ in die andere überführen:

$$k = C \cdot \frac{\varDelta E}{E},$$

worin k, wie oben, einen Merklichkeitsgrad von constanter Größe, E aber die Intensität der Empfindung als solcher und $\varDelta E$ die dem Merklichkeitsgrad k entsprechende Aenderung dieser Intensität bedeutet. Substituirt man dann in der Gleichung $nk = E$ dem E das andere Symbol M als Ausdruck einer aus vielen kleinen Werthen k entstandenen Merklichkeitsgröße M, und in den weiteren Gleichungen dem Reize R, gemäß dem anzunehmenden Proportionalitätsverhältniss, die Empfindung E, so erhält man schließlich als Ausdruck einer aus lauter homogenen, d. h. psychologischen Größen zusammengesetzten Maßbeziehung die Gleichung:

$$M = C \log nat\ E,$$

d. h. die Merklichkeit einer Empfindung wächst proportional dem Logarithmus der Empfindungsintensität. Als Schwellenwerth des Reizes würde aber nach dieser psychologischen Umformung des Gesetzes selbstverständlich der zu betrachten sein, bei welchem $M = 0$ wird. Da die Empfindung voraussichtlich eine bestimmte Größe erreicht haben muss, ehe sie merklich wird, so wird damit der Schwellenbegriff in entsprechendem Sinne psychologisch umgewandelt. Da aber auch der äußere Reiz eine gewisse Größe erreichen muss, ehe Empfindung entsteht, so erhellt zugleich, dass sich der empirische Schwellenbegriff aus zwei Gliedern, einem physiologischen und einem psychologischen zusammensetzt, die sich in unseren Versuchen nicht von einander trennen lassen. Doch werden wir später sehen, dass diese beiden Schwellenbegriffe, denen wir unter den Namen der Aufmerksamkeits- und der Bewusstseinsschwelle weiterhin begegnen werden, in dem gesammten Zusammenhang der psychischen Vorgänge eine wesentliche Rolle spielen[1].

d. Relative und absolute Empfindungsschätzung. Das WEBER'sche und das MERKEL'sche Gesetz.

Können wir die psychologische Deutung des WEBER'schen Gesetzes kurz dahin zusammenfassen, dass es der geläufigen Thatsache der Relativität unserer psychischen Zustände einen exacten Ausdruck gibt, so ist nun aber dabei zu beachten, dass sie die Gültigkeit desselben zunächst durchaus auf die Intensitätsverhältnisse der Empfindung einschränkt.

[1] Vgl. Abschn. V.

In der That werden wir später sehen, dass das gleiche Princip keineswegs auch auf die Verhältnisse von Empfindungsqualitäten zu übertragen ist, sondern dass nur unter weiter hinzutretenden Bedingungen auch hier analoge relative Beziehungen stattfinden. Das augenfälligste Beispiel hierfür bieten die Tonqualitäten, für die, wie wir unten sehen werden, auch bei der für die Nachweisung des Relativitätsgesetzes günstigsten Anwendung der Minimalmethoden nicht das WEBER'sche, sondern das MERKEL-sche Gesetz gilt (Cap. X, 3), während wiederum für Gefühlsintensitäten (Cap. XI) und ebenso für complexe psychische Inhalte, in deren Resultanten aller Wahrscheinlichkeit nach einfache Empfindungsabstufungen eingehen, wie die Raumbestimmungen nach Augenmaß (Cap. XIV), das WEBER'sche Gesetz Platz greift. In Wahrheit zeigt sich nun aber auch bei der Betrachtung jener Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens, in denen das Princip der Relativität zur Geltung kommt, dass es wiederum vorzugsweise Intensitätsverhältnisse sind, auf die es sich bezieht, mögen nun die Intensitäten direct abgeschätzt werden, wie bei den Empfindungen und Gefühlen, oder indirect, wie bei den Raumstrecken des Gesichtssinnes. Gerade das System der Tonhöhen, welches unter allen Empfindungsqualitäten die schärfste quantitative Vergleichung nach Höhe und Tiefe zulässt, zeigt deutlich die wesentliche Verschiedenheit der hier obwaltenden Verhältnisse. Wie es Völker gibt, die unsere hohen Töne die tiefen und unsere tiefen Töne die hohen nennen oder ganz andere bildliche Ausdrücke für diese Unterschiede der Empfindungen anwenden, so bilden eben die Uebergänge von den tiefen zu den hohen Tönen an sich eine reine Qualitätenreihe, die wir nach dem Charakter der Empfindungen ebenso gut von oben nach unten wie von unten nach oben durchlaufen könnten, und bei der es daher auch ebenso eine obere wie eine untere Reizschwelle gibt, der oberen und der unteren Grenze der hörbaren Töne entsprechend. Da wir nun immer nur unsere Empfindungen, nicht aber die Schwingungszahlen der Töne, die wir ja erst aus der Physik kennen, vergleichen, so ist gar nicht einzusehen, wie in diesem Fall zwischen Schwingungszahlen und Merklichkeitsgraden das WEBER'sche Gesetz bestehen sollte[1].

In seiner Anwendung auf Empfindungsintensitäten, mit der wir es hier vorläufig allein zu thun haben, empfängt nun aber die psychologische Deutung des WEBER'schen Gesetzes ihre entscheidende, nahezu einem

---

[1] Wenn EBBINGHAUS (Grundzüge der Psychologie, Bd. 1, S. 520) als einen vermeintlich entscheidenden Einwand gegen die psychologische Deutung des WEBER'schen Gesetzes den anführt: »falls dieselbe zutreffend wäre, müsste sich dasselbe nothwendig auch bei den Tonhöhen bewähren«, so ist demnach offenbar von ihm nicht beachtet worden, dass wir eben nicht Schwingungszahlen, sondern Tonqualitäten vergleichen.

Experimentum crucis gleich zu achtende Bestätigung durch die Thatsache, dass es sich mit einem andern, dem MERKEL'schen Gesetze kreuzt, und dass die Geltung jedes dieser Gesetze genau mit den Bedingungen zusammentrifft, die im einen Fall eine relative, im andern eine absolute Schätzung von Empfindungsunterschieden begünstigen. Dabei ist natürlich unter »absoluter Schätzung« keine den absoluten Maßbestimmungen der Physik irgendwie entsprechende Feststellung zu verstehen, sondern da wir überhaupt nicht die Empfindungen selbst, sondern nur ihre Unterschiede oder ihre Verhältnisse schätzen können, so ist die »absolute Empfindungsschätzung« hier nur ein abgekürzter Ausdruck für die »Gleichschätzung gleicher absoluter Unterschiede«. Dass nun eine solche doppelte Gesetzmäßigkeit der Gleichschätzung relativ und absolut gleicher Unterschiede sowohl mit der psychophysischen wie mit der rein physiologischen Deutung unvereinbar ist, leuchtet ohne weiteres ein. Wäre das WEBER-sche Gesetz im Sinne FECHNERs der Ausdruck einer fundamentalen Wechselbeziehung zwischen Leib und Seele, so müsste es eine unbedingte Geltung besitzen; und wäre es eine Folge irgend welcher Gesetze der peripheren oder centralen Nervenerregung im Sinne der rein physiologischen Hypothesen, so wäre es unmöglich, eine Veränderung oder Compensation dieser Gesetze durch Einflüsse anzunehmen, die dem Gebiet der vergleichenden Beurtheilung der Empfindungen angehören. In der That sind aber diese Bedingungen in den beiden Fällen, wo das WEBER-sche und wo das MERKEL'sche Gesetz gilt, so gegen einander verändert, dass daraus die abweichende Gesetzmäßigkeit ohne weiteres psychologisch verständlich wird. Die Bedingungen für das Zutreffen des WEBER'schen Gesetzes sind nämlich: 1) die Unterschiede der Empfindungen müssen *minimale* sein, und 2) die Schätzung muss auf Grund der Vergleichung *je zweier* Empfindungen erfolgen. Beide Bedingungen hängen enge mit einander zusammen. Denn bei den Minimalmethoden können in einem Versuch immer nur zwei Empfindungen verglichen werden. Schon die Concentration der Aufmerksamkeit auf die kleinen Empfindungsunterschiede fordert dies. Jeder Versuch, etwa eine dritte Empfindung heranzuziehen, würde die Entscheidung über die eben merkliche Aenderung stören, daher denn auch alle Minimalmethoden, ohne sich über diesen Punkt deutliche Rechenschaft zu geben, principiell das Verfahren auf diese einfachste und eben darum schärfste Form der Vergleichung beschränkt haben. Hierdurch kommt es zugleich, dass eine Beziehung zwischen den stattfindenden Aenderungen und den Unterschiedsschwellen in diesem Fall überall nur auf Grund einer Anzahl solcher völlig unabhängig von einander ausgeführter Einzelvergleichungen festgestellt werden kann. Das ist nun offenbar die Grundbedingung

für relative Schätzungen. Denn bei zwei solchen unabhängig von einander ausgeführten Versuchen werde ich die im ersten Fall beobachteten Werthe a und b zu den im zweiten gefundenen c und d nur dann in eine übereinstimmende Beziehung bringen können, wenn ich ein bestimmtes Verhältniss $\frac{a}{b}$ festhalte und dann das Verhältniss $\frac{c}{d}$ als ein ebensolches constatire. Das ist der Fall des WEBER'schen Gesetzes. Dagegen sind es zwei von den obigen wesentlich abweichende Bedingungen, die bei der Intervallmethode obwalten: 1) die Unterschiede der verglichenen Empfindungen müssen die Grenze des eben Merklichen erheblich überschreiten, und 2) es werden nicht zwei, sondern drei Empfindungen in je einem Versuch mit einander verglichen. Beide Bedingungen hängen abermals auf das engste zusammen. Zwei Empfindungen von größerem Intervall lassen sich nicht zur Vergleichung mit den Empfindungen eines andern Versuchs festhalten: damit das möglich sei, muss eben der Grenzfall der Unterschiedsschwelle oder der scheinbaren Gleichheit gewählt werden. Es ist daher, sobald größere Intervalle verglichen werden sollen, unerlässlich, eine dritte Empfindung herbeizuziehen. Hiermit geht aber das Verfahren ohne weiteres in die Methode der mittleren Abstufungen über; und bei dieser ist, wie man sich durch die subjective Beobachtung leicht überzeugt, das Verfahren der Schätzung ein wesentlich anderes: man hält nämlich die eine der Grenzempfindungen, bei dem aufsteigenden Verfahren die untere, bei dem absteigenden die obere, fest, um an ihrer Intensität direct sowohl die mittlere wie die gegenüberliegende andere Grenzempfindung zu messen. Das ist nun aber gerade die Bedingung, die gefordert ist, um eine absolute Vergleichung der gegebenen Empfindungsunterschiede in dem oben definirten Sinne zu ermöglichen: wir vergleichen jetzt nicht $\frac{a}{b}$ mit $\frac{b}{c}$, sondern $b - a$ mit $c - b$. Das ist der Fall des MERKEL'schen Gesetzes[1]. Darum besteht nun aber zugleich eine wesentliche Bedingung für den Eintritt dieses Gesetzes darin, dass die Reize a, b und c nur einmal in regelmäßiger auf- oder absteigender Ordnung geboten werden. Denn nur dann bilden

[1] Begünstigt wird überdies, wie oben (S. 509) bemerkt, das Eintreffen des MERKELschen Gesetzes durch die Auffindung der mittleren Empfindung mittelst stetiger Abstufung, während, wenn der mittlere Punkt nach der r- und f-Methode aufgesucht und berechnet wird, nach F. ANGELLs Versuchen die Tendenz zur relativen Schätzung überwiegt. Auch hier scheint die Selbstbeobachtung ein entsprechend verschiedenes Verhalten der Aufmerksamkeit zu zeigen. Im ersten Fall ist man geneigt, die drei Empfindungen a, b und c möglichst gleichzeitig festzuhalten, da man hier b direct so abstuft, dass es in die Mitte zwischen a und c fällt. Bei dem zweiten Verfahren, wo man nur, bei im allgemeinen verschiedenen Distanzen ab und bc, bestimmen soll, ob ab oder bc größer sei, ist man dagegen viel mehr geneigt, zur relativen Vergleichung von $\frac{b}{a}$ mit $\frac{c}{b}$ überzugehen.

die drei Empfindungen eine einzige Gesammtvorstellung, die wir nun in zwei Hälften zerlegen können. Dies ist bei simultaner Einwirkung der Reize nicht der Fall. Sie bietet daher in diesem Sinne nicht einfachere, sondern verwickeltere Bedingungen. Beim Gesichtssinn z. B., wo eigentlich allein neben der successiven auch die simultane Methode in Betracht kommt, ist man selbst bei fixirendem Blick stets geneigt, mit der Aufmerksamkeit mehrmals zwischen den Objecten hin- und herzuwandern. Zudem sind gerade hier alle Versuche zugleich Contrastversuche. Vergleicht man daher, wie in Fig. 151 (S. 523), drei neben einander stehende rotirende graue Scheiben, so sind es die Contraste zwischen S_1 und S_2 einerseits und zwischen S_2 und S_3 anderseits, die mit einander verglichen werden. Man stuft also die entsprechenden Helligkeiten h_1, h_2, h_3 so ab, dass $\frac{h_2}{h_1} = \frac{h_3}{h_2}$ wird. Hieraus dürften sich vollkommen befriedigend die oben (S. 528) bemerkten Abweichungen der simultanen und der successiven Methode erklären[1].

Hiernach lassen sich das WEBER'sche und das MERKEL'sche Gesetz beide als Erscheinungsformen zweier psychologischer Vergleichungsfunctionen betrachten, von denen je nach den obwaltenden psychischen Bedingungen die eine oder die andere in Wirksamkeit treten kann. Die eine dieser Functionen, wir bezeichnen sie mit dem Symbol V_r, ist die der Vergleichung der Empfindungen nach relativen Unterschieden; die andere, wir bezeichnen sie mit V_a, ist die der Vergleichung nach absoluten Unterschieden. Sie entsprechen, in homogenen psychischen Größen ausgedrückt, den beiden Gleichungen:

$$V_r = k \cdot \frac{\Delta E}{E} \quad \text{und} \quad V_a = k \cdot \Delta E.$$

Der erste Ausdruck entspricht dem WEBER'schen, der zweite dem MERKEL-schen Gesetze[2].

Als E. H. WEBER die Beobachtungen mittheilte, die unter das jetzt nach ihm benannte Gesetz fallen, da stand er bereits der psychologischen Deutung dieses Gesetzes sehr nahe. Freilich betrachtete er noch die Tonreihe als eine besonders augenfällige Bestätigung desselben, was sie, wie bereits oben bemerkt wurde, nicht ist. Wie es bei der Abstufung der Tonreihe nicht auf die absolute, sondern auf die relative Zahl der Schwingungen ankomme, so auch bei der Unterscheidung zweier successiv verglichener Gewichte oder der Länge zweier successiv verglichener Linien[3]. Das einzige, worin sich bei ihm ein

[1] Ueber die bei der simultanen Methode wirksam werdenden Contrasterscheinungen vgl. unten Cap. X, 4, f.

[2] WUNDT, Logik[2], Bd. 2, S. 196.

[3] E. H. WEBER, Tastsinn und Gemeingefühl, WAGNERS Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 3, 1846, S. 560.

gewisser Mangel sei es der psychologischen Auffassung sei es des Ausdrucks verräth, ist dies, dass er von der Vergleichung der Tonschwingungen, der Gewichte, der Linien selbst redet, dass er also, statt der Empfindungen, die äußeren Reize als die geschätzten Größen bezeichnet. Der gleiche Gesichtspunkt spielt dann auch in FECHNERS Begründung der »psychophysischen Maßmethoden« eine entscheidende Rolle. Er nennt geradezu den Reiz den Maßstab, an welchem die Empfindung gemessen werde, und er vergleicht ihn der Elle, die wir bei physischen Längenmessungen an einen Gegenstand anlegen[1]. Diese Verwechselung der Hülfsmittel, deren wir uns bedienen, um die eigentlichen »Maßstäbe« der Empfindungen, die an einander abmessbaren Empfindungsunterschiede, hervorzubringen, mit diesen Maßstäben selbst hat in FECHNERS psychophysischer Auffassung des WEBER'schen Gesetzes und in der ganzen weiteren Entwicklung der Frage eine verhängnissvolle Rolle gespielt. Denn sie legte nun den Gedanken nahe, dass sich dieses Gesetz nicht auf das Verhältniss der psychischen Größen, der Empfindungen, zu einander beziehe, was von vornherein als die naturgemäße Betrachtungsweise erscheint, sondern dass es ein Gesetz der Wechselbeziehung zwischen der physischen und der psychischen Seite der Erscheinungen sei. War dies einmal zugegeben, so war aber nur noch die Wahl zwischen der psychophysischen und der physiologischen Deutung möglich, und die der Natur des psychischen Maßverfahrens zunächst entsprechende, die psychologische, blieb außerhalb des Gesichtskreises. Für FECHNER waren nun bei der Wahl zwischen jenen beiden Auffassungen naturphilosophische und in letzter Instanz religionsphilosophische Motive maßgebend. Hatte er doch längst nach einem Princip gesucht, welches die Beziehungen zwischen der körperlichen und der geistigen Welt beherrsche, und welches sich wo möglich zugleich als ein Zeugniss für die Allbeseelung der Dinge und für die künftigen Schicksale der Seele verwerthen lasse. Dieses Princip glaubte er in dem WEBER'schen Gesetz, den Beweis für seine metaphysische Weltanschauung vor allem in der nach seiner Meinung mit diesem Gesetz eng verbundenen Thatsache der Schwelle gefunden zu haben. Denn indem er das Herabsinken einer Empfindung oder irgend eines anderen psychischen Inhaltes unter die Schwelle als den Uebergang in ein »Unterbewusstsein« deutete, wurde ihm das bewusste geistige Sein des Menschen zu einer einzelnen Erscheinungsform eines an sich unvergänglichen und alle Erlebnisse seiner Glieder in sich aufnehmenden göttlichen Weltbewusstseins[2]. Da FECHNER mit dieser natur- und religionsphilosophischen Anschauung unter denen, die sich nach dem Erscheinen seines Werkes mit psychophysischen Problemen beschäftigten, völlig allein blieb, so dass die auf seine »äußere« gegründete »innere Psychophysik« kaum beachtet wurde, so war es begreiflich, dass auch seine psychophysische Deutung des WEBER'schen Gesetzes keine Anhänger fand, sondern dass alle diejenigen Physiologen und Psychologen, die an seiner Auffassung des »psychophysischen Maßprincips« festhielten, einer physiologischen Deutung zuneigten. Doch wurde von PLATEAU und DELBOEUF[3] ein Gesichtspunkt geltend gemacht, der, weil er das Princip

---

[1] FECHNER, Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 57.

[2] WUNDT, Gustav Theodor Fechner. Rede zur Feier seines hundertjährigen Geburtstages. 1901, S. 31, 83 ff.

[3] DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité. 1876, p. 28.

der Relativität stillschweigend in sich schloss, consequent zu Ende gedacht eigentlich zur psychologischen Auffassung hätte führen müssen. Er bestand darin, dass man der FECHNER'schen Annahme einer Proportionalität der absoluten Empfindungszuwüchse mit den relativen Reizzuwüchsen die einer Correspondenz relativ gleicher Zuwächse auf beiden Seiten substituirte. FECHNER hat in seiner letzten Arbeit über die psychophysischen Maßprincipien, in der er beide Auffassungen als gleich mögliche zugestand, dieselben als die »Unterschiedshypothese« und die »Verhältnisshypothese« unterschieden[1]. Der Sinn beider Hypothesen erhellt deutlich aus der verschiedenen Gestaltung der Fundamentalformel in beiden Fällen. Sie lautet:

für die Unterschiedshypothese (wie oben S. 499): für die Verhältnisshypothese:

$$dE = C\frac{dR}{R} \qquad \frac{dE}{E} = C\frac{dR}{R}.$$

Aus der zweiten dieser Gleichungen ergibt sich die zuerst von PLATEAU[2] aufgestellte psychophysische Maßformel

$$E = k \cdot R^C.$$

Da in dieser Formel E nur dann $= 0$ wird, wenn auch $R = 0$ ist, so wird durch sie die Thatsache der Reizschwelle, insoweit dieselbe nicht bloß periphere und rein physiologische Gründe hat, ausgeschlossen. Nun ist aber die Annahme einer in den Gesetzen der Aufmerksamkeit begründeten Reiz- oder Empfindungsschwelle unerlässlich, wenn man sich nicht mit allen über die Functionen der Aufmerksamkeit bekannten Thatsachen in Widerspruch setzen will; und hiermit ist zugleich der Grundfehler der Verhältnisshypothese angedeutet. Auch sie vermengt die Schätzung der Empfindungsgrößen mit der Schätzung der Reizgrößen, und in Folge dessen substituirt sie die reinen Empfindungen den Merklichkeitsgraden derselben. Wenn, wie PLATEAU meinte, ein Schatten auf einer Zeichnung dann gleich merklich bleibt, wenn sich die Helligkeitsempfindungen ebenso wie die objectiven Lichtstärken im gleichen Verhältnisse ändern, so bedeutet das, dass wir dem Reizverhältniss das Empfindungsverhältniss substituiren können; es bedeutet aber keineswegs, dass dem gleichen Reizverhältniss auch das gleiche Merklichkeitsverhältniss entspricht. Beachtet man dies, so erhält man statt der Gleichung der Verhältnisshypothese eine Gleichung zwischen der Empfindungsänderung und ihrem Merklichkeitsgrad $\Delta M = C\,\frac{\Delta E}{E}$, in welcher der Begriff der Schwelle im Sinne der Aufmerksamkeitsschwelle der Empfindung seine Stelle behauptet, während, wenn man die Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung auf die centrale Sinneserregung bezieht, die Reizschwelle der Empfindung allerdings verschwindet, ohne dass dies aber als ein Mangel wird gelten können, da die Annahme, diese sei eine rein physiologische, in den Auslösungsbedingungen der centralen Sinneserregung begründete, an und für sich die wahrscheinlichste ist.

---

[1] FECHNER, Ueber die psychischen Maßprincipien und das WEBER'sche Gesetz. Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 161 ff.

[2] PLATEAU, POGGENDORFFS Annalen der Physik, Bd. 150, S. 485.

Da die sogenannte Verhältnisshypothese auf diese Weise, wie es die von ihr aufgestellte Gleichung zwischen nicht homogenen Gliedern andeutet, eigentlich in der psychophysischen Deutung FECHNERS stecken blieb, und bloß der von ihm angenommenen Beziehung zwischen Empfindung und Reiz eine andere substituirte, so war es begreiflich, dass sie keine größere Verbreitung fand, und dass man es vorzog, statt ihrer die rein physiologische Deutung zu wählen, bei der man sich wenigstens des Vorzugs einer Beziehung zwischen homogenen Größen erfreute, indem sich nun das WEBER'sche Gesetz oder die ihm gegebene mathematische Formulirung in eine Gleichung zwischen physischen Größen, sei es in eine solche zwischen den peripheren und den centralen Sinneserregungen, sei es in eine zwischen den äußeren Reizen und den Sinneserregungen verwandelte, während man in jedem dieser Fälle die Empfindungen den Sinneserregungen gleich setzte und die Acte der Vergleichung und Schätzung der Empfindungen als nicht existirend behandelte oder mit der Empfindung selber zusammenfallen ließ. Die Phantasie der Physiologen und Psychologen in der Ersinnung von Hypothesen der Nervenmechanik, welche ein irgendwie das WEBER'sche oder FECHNER'sche oder ein diesen sich näherndes mathematisches Gesetz zum Ausdruck bringen sollte, ist überaus fruchtbar gewesen. Bald sollte die Ausbreitung der Erregung im Centralorgan, bald das Anwachsen derselben in der grauen Substanz, bald die Einwirkung des Reizes auf die Sinnesnerven selbst oder auf irgend welche hypothetische Substanzen der Sinnesorgane in einer möglicher Weise durch eine mehr oder minder complicirte logarithmische Function auszudrückenden Weise erfolgen[1]. Alle diese Hypothesen stimmen nur in dem einen Punkt überein, dass sie sich im Gebiet reiner Erfindungen bewegen. Die angenommenen Gesetze der Ausbreitung, des Anwachsens der centralen oder peripheren Nervenerregungen oder der Widerstände, die diese erfahren, verzichten von vornherein auf irgend einen Anhalt innerhalb der empirischen Nervenphysiologie. Wenn trotzdem auf Grund so weit auseinandergehender Hypothesen gelegentlich mittelst der aufgestellten Formeln leidliche Uebereinstimmungen zwischen Beobachtung und Rechnung zu stande kommen, so ist das darum natürlich kein Beweis für die Richtigkeit der Hypothesen, sondern nur eine Bestätigung der bekannten Thatsache, dass Formeln mit einer zureichenden Zahl willkürlicher Constanten immer sich finden lassen, durch die man irgend eine Beobachtungsreihe ausdrücken kann. Solche Formeln können unter Umständen als empirische ihre Dienste leisten. Da aber die Berechnung der Empfindungen aus den Reizen kein jemals praktisch werdendes Problem ist (vgl. oben S. 496), so sind die aufgestellten Formeln auch unter diesem Gesichtspunkt nicht verwerthbar.

Der Gesichtspunkt, unter welchem die dritte der obigen Deutungen, die psychologische, noch ehe die verschiedenen physiologischen Hypothesen hervorgetreten waren, der psychophysischen Auffassung FECHNERS gegenübergestellt wurde, bestand nun wesentlich darin, dass es erforderlich sei, für eine auf psychologischem Gebiete zum Ausdruck kommende Gesetzmäßigkeit zunächst auf dem gleichen Gebiet die Erklärung zu suchen, also sich nach

[1] Vgl. BERNSTEIN, Untersuchungen über den Erregungsvorgang. 1871, S. 178. WARD, Mind. 1876, p. 460. G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik. 1878, S. 233. H. EBBINGHAUS, PFLÜGERS Archiv, Bd. 45, 1889, S. 113. M. SOLOMONS, Psychol. Review, Vol. 7, 1900, p. 234. ALFR. LEHMANN, Die körperlichen Aeußerungen psychischer Zustände. Bd. 2, 1901, S. 179.

anderweitigen und allgemeineren psychologischen Erfahrungen umzusehen, denen jene möglicher Weise subsumirt werden könne[1]. In ähnlichem Sinne ist das »Princip der Relativität« seitdem von verschiedenen Philosophen und Psychologen wenn auch zum Theil mit einigen Modificationen, zur Deutung des WEBER'schen Gesetzes herbeigezogen worden[2]. Hierbei stellt sich nun aber deutlich als ein wesentlicher Differenzpunkt zwischen der physiologischen und der psychologischen Deutung der heraus, dass von denen, die sich der ersteren zuwenden, die Begriffe »Empfindungen haben« und »Empfindungen vergleichen« im wesentlichen als identisch betrachtet werden, während die psychologische Auffassung gerade auf diesen Punkt das entscheidende Gewicht legt. Diese Differenz begreift sich leicht daraus, dass die physiologische Deutung von Anfang an der psychologischen Analyse aus dem Wege zu gehen sucht. Anderseits darf man es wohl freilich nicht minder als eine übertreibende Betonung der Unterschiede physiologischer und psychologischer Betrachtung bezeichnen, wenn einige Autoren in dem Begriff der Empfindungsintensität selbst eine falsche, aus der unberechtigten Uebertragung physischer Größenbegriffe auf das psychische Gebiet hervorgegangene Begriffsbildung sehen, sei es nun, dass sie die Intensität nur als eine eigenthümliche Richtung der Qualität anerkennen[3], sei es, dass sie dem Begriff der Intensität den der Klarheit substituiren möchten[4]. Die erstere Behauptung hat insofern eine relative Berechtigung, als erstens die Empfindungsintensität etwas eigenartiges, mit dem was wir objectiv die »Stärke eines Reizes« nennen an sich unvergleichbares ist, und als, wie wir das namentlich bei den Lichtempfindungen sehen werden, Intensitätsänderungen und Qualitätsänderungen unter Umständen in functioneller Abhängigkeit von einander stehen können. Das hindert aber doch nicht, dass die Intensität der Empfindung der Qualität gegenüber als ein

---

[1] WUNDT, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele[1]. Bd. 1, 1863, S. 133 ff. 3. Aufl. S. 63 ff. Allerdings wurden dabei zunächst auch noch die Verhältnisse der Tonhöhen sowie die Contrasterscheinungen irrthümlicher Weise zur Stütze der psychologischen Deutung herbeigezogen. Dass die ersteren nicht hierher gehören, und dass bei ihnen das Princip der Relativität überhaupt vermöge der Natur dieser Empfindungsqualitäten nicht wohl zur Anwendung kommen kann, wurde schon oben bemerkt. Dass auch die Contrasterscheinungen mindestens nur partiell auf das gleiche Princip zu beziehen sind, werden wir später sehen. (Vgl. Cap. X und Absch. V.)

[2] DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité. 1876, p. 28. G. H. SCHNEIDER, Die Unterscheidung. Analyse, Entstehung und Entwicklung derselben. 1877, S. 3 ff. C. UEBERHORST, Die Entstehung der Gesichtswahrnehmung. 1876, S. 6, 19. ZELLER, Abhandl. der Berliner Akademie, 3. März 1881. (Hierzu meine Bemerkungen, Philos. Stud. Bd. 1, 1883, S. 251 ff.) GROTENFELT, Das WEBER'sche Gesetz und die psychische Relativität. 1888. MERKEL, Philos. Stud. Bd. 5, 1889, S. 245. Bd. 10, 1894, S. 140 ff. A. MEINONG, Ueber die Bedeutung des WEBER'schen Gesetzes. Zeitschrift für Psychologie, Bd. 11, 1896, S. 8, 230, 353 ff. O. KÜLPE, Congrès de Psychologie. Paris. 1900. W. AMENT, Ueber das Verhältniss der eben merklichen zu den übermerklichen Unterschieden. Philos. Stud. Bd. 16, 1900, S. 192 ff. FOUCAULT, La Psychophysique. 1901, p. 285.

[3] J. VON KRIES, Vierteljahrsschrift für wiss. Philosophie, Bd 6, 1882, S. 257 ff.

[4] M. FOUCAULT, La Psychophysique, p. 267. Einigermaßen berühren sich diese Ausführungen auch mit den früheren von F. A. MÜLLER (Das Axiom der Psychophysik, 1882) und A. ELSAS (Ueber die Psychophysik, 1886), die die Empfindungsmessung überhaupt als eine ungerechtfertigte Uebertragung des objectiven Größenbegriffs von den Reizen auf die Empfindungen betrachten, also gewissermaßen den von der psychologischen der physiologischen und psychophysischen Auffassung gemachten Vorwurf umkehren. Ueber ELSAS vgl. FECHNER, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 162 ff.

specifisch verschiedenes erscheint, welches sich vor allem auch durch die unmittelbare Analogie, in die wir die Intensitätsänderungen der verschiedensten Empfindungsgebiete zu einander bringen, auszeichnet. Nicht minder aber fordert die psychologische Beobachtung eine Scheidung der Begriffe Intensität und Klarheit, die umgekehrt nur insofern eine gewisse Beziehung zu einander darbieten, als wir auch die Klarheitsgrade bei den verschiedensten Empfindungen als etwas gleichartiges bei disparaten Inhalten der Empfindungen auffassen, und dass unter bestimmten Bedingungen ein Wachsthum der Intensität ein solches der Klarheit veranlassen kann, freilich aber nicht nothwendig veranlassen muss. Darum bleiben beide stets unterscheidbar, und es ist ebensowohl möglich, dass wir eine schwache Empfindung klar, wie dass wir eine starke Empfindung relativ dunkel auffassen, wie denn ja übrigens auch schon die psychologische Analyse der Intensitätsverhältnisse der Empfindungen, wie wir oben sahen, zur Unterscheidung der Aufmerksamkeitsschwelle von der Empfindungsschwelle nöthigt.

Von manchen Anhängern wie Bekämpfern der psychologischen Deutung, unter den ersteren besonders von A. GROTENFELT [1], ist die Unvereinbarkeit derselben mit irgend einer Art physiologischer Deutung behauptet worden. Dies dürfte jedoch auf einem Missverständnisse dessen, was man in einem solchen Falle als den eigentlichen Inhalt der physiologischen Interpretation ansieht, beruhen. Natürlich sind die Vorgänge der Schätzung, Vergleichung nnd Beurtheilung als solche mit irgend welchen physischen Nervenprocessen völlig incommensurabel. Insofern aber bei solchen Vorgängen zugleich den einzelnen Empfindungen verschiedene Grade der Klarheit zukommen, sind dies Eigenthümlichkeiten, die, ebenso gut wie z. B. die Unterschiede von blau und grün oder die einer stärkeren und schwächeren Empfindung, mit gewissen physiologischen Differenzen verbunden sein werden, freilich mit solchen, die vermöge des ganzen Charakters der Aufmerksamkeitsvorgänge centralerer Natur sind als die reinen Empfindungsprocesse. Bei unserer gegenwärtigen Unkenntniss dieser Vorgänge sind hier natürlich nur unsichere Hypothesen möglich. Immerhin wird es gestattet sein, im Anschlusse an die früheren Erörterungen über das »Apperceptionscentrum« (S. 320) die durch das WEBER'sche Gesetz an die Hand gegebenen Gesichtspunkte schematisch zu veranschaulichen. In dem früher benutzten hypothetischen Schema Fig. 105 (S. 324) würden in diesem Fall nur die Centren SC, HC, AC in Betracht kommen. Nehmen wir nun an, in einem Sinnescentrum SC wachse die Intensität der Erregung innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes proportional der Reizstärke, so wird eine Vergleichung von Empfindungen verschiedener Intensitäten a, b, c . . . erst möglich werden durch die auf dem Wege la zugeleiteten apperceptiven Hemmungsreize; diese werden aber ausgelöst durch Erregungen, die auf centripetalen Bahnen ss', hh' dem Centrum AC zugeführt werden. Auch von den letzteren wollen wir voraussetzen, sie seien innerhalb der nämlichen Grenzen den Reizstärken proportional. Nun wird 1) eine Erregung a eine gewisse Stärke besitzen müssen, bis der zugehörige Apperceptionsreiz s' das Centrum AC zur Miterregung bringt und eine centrifugale Hemmung la auslöst, oder, psychologisch ausgedrückt, bis die Empfindung die Aufmerksamkeit erregt. Diese Minimalgröße der Erregung in AC ist ein Schwellen-

[1] A. GROTENFELT, Das WEBER'sche Gesetz u. s. w. S. 162 ff.

werth, der, im Unterschied von der der Minimalerregung in SC entsprechenden Bewusstseinsschwelle des Reizes, der Aufmerksamkeitsschwelle entspricht. 2) Es wird gemäß den später (in Abschn. V) zu erörternden psychologischen Verhältnissen der Apperception die Voraussetzung gemacht werden können, dass jede in AC ausgelöste centrifugale Hemmung nicht bloß von der Stärke der momentanen auslösenden Reize, sondern überdies von der Intensität der dem Centrum AC überhaupt zuströmenden Erregungen abhänge. Letztere Annahme wird durch die Thatsache nahe gelegt, dass der Umfang der Apperception stets ein eng begrenzter ist, und dass namentlich bei großer Aufmerksamkeit nur sehr wenige Inhalte gleichzeitig erfasst werden können. Die einfachste Voraussetzung einer solchen doppelten Abhängigkeit würde nun die sein, dass der ausgelöste centrifugale Hemmungsreiz einerseits proportional der Stärke des auslösenden Reizes wachse, anderseits aber zugleich derjenigen Erregung, die ein unmittelbar vorangegangener Reiz von übereinstimmender allgemeiner Qualität im Apperceptionsorgan zurückgelassen hat, umgekehrt proportional sei. Es wird also, wenn wir den vom directen Sinnescentrum S ausgehenden auslösenden Reiz mit R_c, den im Apperceptionscentrum andauernden mit c bezeichnen, die in AC ausgelöste Hemmung H proportional $\frac{R_c}{c}$ sein. Wechselt dann, wie wir voraussetzten, die ausgelöste Hemmung derart, dass sie, um die gleiche Größe zu erreichen, jedesmal dem einwirkenden Reize proportional sein muss, so ist demnach, wenn wir mit a eine von den besonderen Bedingungen der Beobachtung abhängige constante Größe ausdrücken, der Hemmungszuwachs $\varDelta H$, der bei einem kleinen Zuwachs $\varDelta R_c$ der centralen Sinneserregung R_c eintritt, dem Quotienten $\frac{\varDelta R_c}{a R_c}$ proportional, oder, wenn wir mit $C = \frac{1}{a}$ eine neue Constante bezeichnen: es ist $\varDelta H = C \cdot \frac{\varDelta R_c}{R_c}$. Da nun der Hemmungszuwachs $\varDelta H$ nach der früher (S. 322) entwickelten Voraussetzung das physiologische Aequivalent zu dem psychologischen Begriff der »Spannung der Aufmerksamkeit« ist, so bedeutet diese Formel in das Psychologische übersetzt: der Zuwachs der Aufmerksamkeit, der erfordert wird, damit eine gegebene centrale Sinneserregung um den gleichen Klarheitsgrad (z. B. um ein eben Merkliches) zunehme, ist dem Quotienten aus der Erregungszunahme in die Größe der Erregung proportional, ein Satz, in welchem unmittelbar das WEBER'sche Gesetz ausgedrückt ist. Anders liegen die Bedingungen bei der Intervallmethode. Hier wirken die drei Reize a, b und c in einem und demselben Versuch unmittelbar nach einander und bei gleich bleibender absoluter Spannung der Aufmerksamkeit auf das Bewusstsein ein. Demnach werden wir auch physiologisch eine gleich bleibende Größe der vom Centrum AC auf das directe Sinnescentrum SC ausgehenden Hemmungsreizung anzunehmen haben, und es wird in Folge dessen jedesmal beim Uebergang von einem schwächeren zu einem stärkeren Reiz der Hemmungszuwachs $\varDelta H$ dem Reizzuwachs $\varDelta R_c$ proportional sein, d. h. an die Stelle des WEBER'schen wird nun das MERKEL'sche Gesetz treten.

(Der Schluss des zweiten Abschnitts folgt im zweiten Bande.)

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Werke von Wilhelm Wundt,

die im Verlage von **Wilhelm Engelmann in Leipzig** erschienen sind:

Ueber die Aufgabe der Philosophie in der Gegenwart. Rede, gehalten zum Antritt des öffentlichen Lehramtes der Philosophie an der Hochschule in Zürich, am 31. October 1874. gr. 8. *M* —.60.

Ueber den Einfluss der Philosophie auf die Erfahrungswissenschaften. Akademische Antrittsrede, gehalten zu Leipzig. gr. 8. 1876. *M* —.60.

Der Spiritismus, eine sogenannte wissenschaftliche Frage. Offener Brief an Herrn Prof. Herm. Ulrici in Halle. 1.—4. Abdruck. gr. 8. 1879. *M* —.50.

Essays. gr. 8. 1885. *M* 7.—; in Halbfranz geb. *M* 9.20.
Inhalt: Philosophie und Wissenschaft. — Die Theorie der Materie. — Die Unendlichkeit der Welt. — Gehirn und Seele. — Die Aufgaben der experimentellen Psychologie. — Die Messung psychischer Vorgänge. — Die Thierpsychologie. — Gefühl und Vorstellung. — Der Ausdruck der Gemüthsbewegungen. — Die Sprache und das Denken. — Die Entwicklung des Willens. — Der Aberglaube in der Wissenschaft. — Der Spiritismus. — Lessing und die kritische Methode.

Zur Moral der literarischen Kritik. Eine moralphilosophische Streitschrift. gr. 8. 1887. *M* 1.20.

System der Philosophie. gr. 8. Zweite umgearbeitete Auflage. 1897. *M* 12.—; in Halbfranz geb. *M* 14.50.

Hypnotismus und Suggestion. (Revidirter Abdruck aus: Wundt, Philosophische Studien. Bd. VIII, Heft 1.) gr. 8. 1892. (Vergriffen!) *M* 1.50.

Grundzüge der physiologischen Psychologie. Fünfte, völlig umgearbeitete Auflage in drei Bänden. gr. 8.
1. Band. Mit 156 Abbildungen im Text. 1902. *M* 10.—; in Halbfranz geb. *M* 13.—.
Der 2. Band erscheint voraussichtlich im Herbst 1902, der 3. Band im Frühjahr 1903.

Grundriss der Psychologie. Vierte neubearbeitete Auflage. 8. 1901. in Leinen geb. *M* 7.—.

Outlines of Psychology. Translated with the cooperation of the author by Charles Hubbard Judd. 8. 1897. (Vergriffen! Neue Auflage im Druck.)

Völkerpsychologie. Eine Untersuchung der Entwicklungsgesetze von Sprache, Mythus und Sitte. Erster Band: Die Sprache. Erster Theil. Mit 40 Abbildungen im Text. gr. 8. 1900. geh. *M* 14.—; in Halbfranz geb. *M* 17.—.
—— —— —— Zweiter Theil. Mit 2 Abbildungen im Text. gr. 8. 1900. *M* 15.—; in Halbfranz geb. *M* 18.—.

Gustav Theodor Fechner. Rede zur Feier seines hundertjährigen Geburtstages. Mit Beilagen und einer Abbildung des Fechner-Denkmals. 8. 1901. *M* 2.—.

Einleitung in die Philosophie. Zweite, unveränderte Auflage. 8. 1902. in Leinen geb. *M* 9.—.

Sprachgeschichte und Sprachpsychologie. Mit Rücksicht auf B. Delbrücks Grundfragen der Sprachforschung. 8. 1901. *M* 2.—.

Philosophische Studien. Herausgegeben von Wilhelm Wundt. gr. 8.

═══ Bis 1901 erschienen 17 Bände. ═══

